VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

науки о земле
А. Буко Эволюция и темпы вымирания



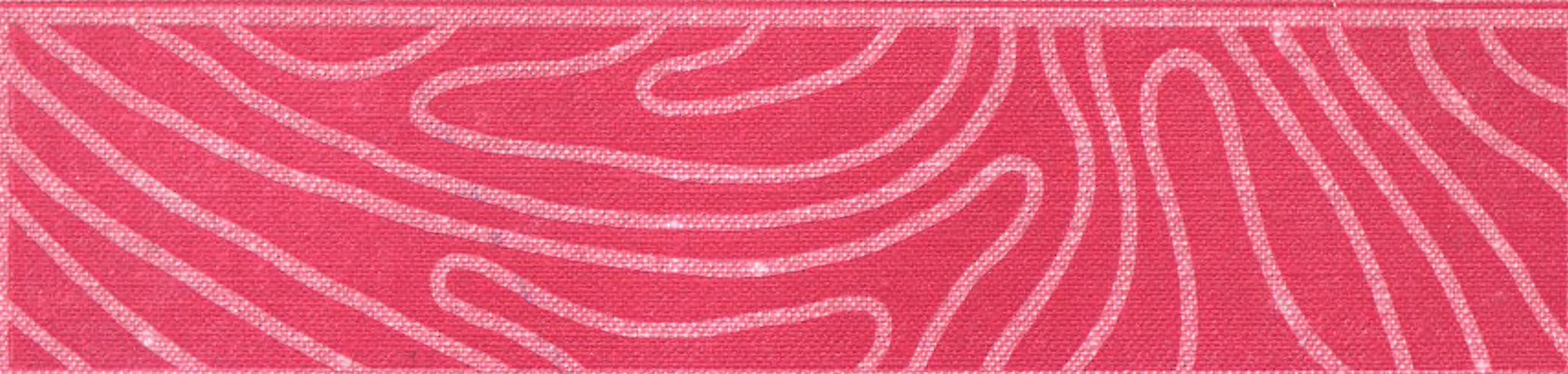
науки
о земле

Фундаментальные
труды
зарубежных
ученых
по геологии
геофизике
и геохимии

А. Буко

Эволюция и темпы вымирания





Издательство
«Мир»


ИЗДАТЕЛЬСТВО
МИР

Arthur J. Boucot

Department of Geology,
Oregon State
University,
Corvallis.
Ore., U.S.A.

EVOLUTION AND EXTINCTION RATE CONTROLS

Elsevier Scientific
Publishing Company
Amsterdam, Oxford,
New York, 1975

науки
о земле

Фундаментальные
труды
зарубежных
ученых
по геологии,
геофизике
и геохимии

А. Буно

ЭВОЛЮЦИЯ И ТЕМПЫ ВЫМИРАНИЯ

Издательство
«Мир»
Москва 1979

УДК 56.017

Перевод с английского
канд. геол.-мин. наук **В. З. Махлина**

под редакцией
канд. биол. наук **А. Д. Григорьевой**

В книге на широком палеоэкологическом и палеобиогеографическом фоне рассмотрена актуальная проблема эволюции и вымирания организмов, имеющая исключительно важное значение для установления границ между стратиграфическими подразделениями. При изложении материала использованы общие концепции современной палеонтологии, разработанные на основе новейших достижений биологии.

Широта охвата и новизна материала книги, безусловно, вызовут интерес многочисленных специалистов в области геологии, палеонтологии и биологии.

Редакция литературы по геологии

2002000000

Б $\frac{20801-385}{041(01)-79}$ подписное

Copyright © 1975 by Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam

© Перевод на русский язык, «Мир», 1979

Предисловие редактора перевода

Значение палеонтологических данных в разработке эволюционной теории велико и общепризнано. Однако в публикациях на эту тему, принадлежащих в основном перу биологов-эволюционистов, в первую очередь используются сведения о позвоночных животных или насекомых. Многочисленные и широко распространенные в морских осадках всего мира группы беспозвоночных животных — объект исследований огромной армии палеонтологов — по традиции еще со времен В. Смита служат главным образом целям стратиграфии. Использование беспозвоночных как «руководящих ископаемых»— индикаторов возраста или условий осадконакопления, а также для характеристики и идентификации биостратиграфических подразделений региональных и межрегиональных корреляций — вот основные аспекты применения наших знаний о беспозвочных в палеонтологии. Между тем широкое распространение во времени и пространстве, а также преобладание в определенных обстановках делают ряд морских беспозвоночных благоприятным объектом для изучения путей и закономерностей развития морских сообществ, роль которых как в прошлом, так и в настоящем биосферы весьма значительна. Однако для теоретических выводов в этой области необходим возможно более широкий охват материала по всему миру и, кроме того, надежная основа в виде достаточно хорошо разработанной систематики группы беспозвоночных и стратиграфии отложений, в которых содержатся остатки этой группы организмов.

Профессор геологии Университета штата Орегон А. Буко более двух десятилетий занимался изучением брахиопод силура — девона, являющихся доминирующими беспозвоночными в большей части мелководных морских сообществ этого длительного (около 100 млн. лет) интервала времени. Его многочисленные работы в области систематики, экологии и биогеографии брахиопод хорошо известны русским палеонтологам. В процессе своих исследований А. Буко побывал во многих странах мира, включая и Советский Союз, что обеспечило ему получение обширного материала.

Предлагаемая вниманию нашего читателя книга А. Буко «Эволюция и темпы вымирания» представляет собой первую попытку, основываясь на анализе всех имеющихся данных о мелководных морских сообществах беспозвоночных, и в первую очередь брахиоподах силура — девона, определить основные факторы, контролирующие их эволюцию. Сложность решения этой проблемы на палеонтологическом материале связана со спецификой объектов исследования, донесших до нас из глубины времен лишь небольшой процент информации, свойственной живому — особи, таксону, сообществу. Все, что мы видим и изучаем, подверглось после гибели значительным изменениям, которые необходимо понять и должным образом учесть, чтобы воссоздать реальную картину жизни. В большинстве случаев, как бы близко мы ни подходили к истине в своих реконструкциях, мы не можем быть уверены, что достигли ее.

Изучение жизни в древних палеозойских бассейнах проводилось и проводится многими исследователями в различных регионах. Эти работы показали возможность воссоздания картины жизни древних бассейнов при глубоком и всестороннем изучении как остатков организмов, так и вмещающих их пород. Однако самые тщательные исследования отдельного бассейна или, как бывает в большинстве случаев, какой-то небольшой части его еще не дают материала для выявления закономерностей эволюции. Вот почему в книге профессора Буко большое внимание уделено рассмотрению экологических и биогеографических данных по силуру — девону всего мира. К каким биогеографическим подразделениям и к каким частям того или иного бассейна были приурочены определенные сообщества брахиопод, как они изменялись во времени и взаимодействовали в пространстве, на фоне каких геологических, гидрохимических, климатических изменений разворачивалось все это разнообразие — вот далеко не исчерпывающая характеристика тех данных, которые автор положил в основу своих теоретических выводов. Далеко не одинаковая изученность различных регионов не позволяет согласиться со всеми характеристиками автора, несмотря на колоссальный объем материала, который он проанализировал; многие частности нуждаются в уточнении и дополнении. Точно так же причинные связи многих явлений, рассматриваемых в книге, несомненно, могут трактоваться по-разному. О несовершенстве ряда построений и неокончательности некоторых частных выводов сам автор говорит во многих разделах своей книги. Но в исследованиях подобного рода и не может быть иначе.

Основной вывод автора о том, что скорость эволюции (филетической и кладогенетической) прежде всего определяется размером популяции, потребовал анализа факторов, контролирующих размеры популяций мелководных морских беспозвоночных. Наиболее важными из них он считает трансгрессии — регрессии, характер барьеров, препятствующих миграциям, частоту распространения таких специфических обстановок, как рифы и число сообществ животных. Прежде чем прийти к такому заключению, автор систематизировал и классифицировал многочисленные данные по таксономии, экологии, биогеографии морских беспозвоночных силура — девона. Не менее интересным, чем результаты, изложенные в данной книге, является метод, которым пользовался автор.

Всесторонний анализ палеонтологических, литологических и геологических данных для каждого крупного местонахождения, тщательный учет всех находок объекта исследований независимо от их количественного и качественного содержания и очень большая осторожность в выводах не только убеждают в достоверности построений автора, но и вселяют оптимизм и надежду увидеть и понять закономерности жизни давно минувших времен. Будучи первым исследованием эволюции сообществ морских беспозвоночных палеозоя, книга А. Буко представляет очень большой методический интерес и, несомненно, будет способствовать изучению эволюции сообществ донных организмов других временных интервалов.

А. Григорьева

Предисловие

По традиции роль палеонтологии в изучении эволюции почти полностью сводилась к разработке филогенетических связей на основе ископаемых остатков. Эти связи изучались как по изменениям во времени морфологии близкородственных форм, так и по онтогенетическим изменениям, проявляющимся у отдельных особей (где они очевидны), а также по изменениям в онтогенезе, наблюдаемым у ряда особей одного и того же вида, когда изменения, происходящие в процессе роста, у отдельных экземпляров выражены не явно. Некоторые исследования темпов эволюции основывались на прогрессивных изменениях морфологии (морфологическая эволюция); другие — на изучении генеалогических древ (филетическая эволюция и кладогенетическая эволюция), а также изменения числа таксонов определенной группы во времени (таксономическая эволюция).

Задача настоящего исследования состояла в сборе информации о площадях распространения отдельных таксонов в определенные промежутки времени (при этом предполагается, что занимаемая площадь находится в прямой зависимости от размера популяции *). На основании этих данных предстояло сделать заключение о скорости эволюции как функции размера популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой. Мелководный морской бентос раннего палеозоя — наиболее подходящий объект для исследований такого типа в связи с его широким распространением. Приуроченность бентоса более поздних отрезков времени к гораздо меньшим площадям континентальных шельфов значительно затрудняет проблему отбора образцов. Мелководный морской бентос больше подходит для таких исследований, чем неморские позвоночные, благодаря его обилию и более широкому распространению.

В настоящей работе рассматриваются следующие факторы, влияющие на величину популяций в нижнем палеозое (с точки зрения площади, занимаемой таксонами): местоположение и размеры биогеографических единиц, местонахождение и размеры сообществ животных; площади континентов, на которых происходило осадконакопление в морских мелководных условиях (регрессия и трансгрессия); климатические факторы (тепловодные и холодноводные районы); области с повышенной соленостью вод и области распространения рифов. Популяции также рассматривались и во времени, поскольку существует тесная связь между распространенностью в пространстве, численностью особей и продолжительностью жизни таксонов (космополитные таксоны существуют дольше!). Взаимодействие этих факторов помогает определить размеры скрещивающихся между собой популяций.

Общий вывод, полученный в результате данных исследований, заключается в том, что первостепенным фактором, регулирующим скорость эво-

---

* Размеры популяции здесь означают глобальное количество особей относящихся к одному таксону.

люции (имеются в виду таксономическая, кладогенетическая и филетическая эволюция), является величина популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой. Установлено, что небольшие популяции включают таксоны, развивающиеся быстрее, чем таксоны крупных популяций. Это заключение было, естественно, сделано еще давно, при изучении ныне живущих организмов, но ископаемые для этих целей в широком масштабе не использовались. Генетики, изучающие скорость изменения частот генов и генетику популяций, внесли свой вклад в решение проблемы вслед за натуралистами XIX в., которые первыми признали наличие связи между величиной популяции и скоростью эволюции.

В работе также рассматривается вопрос о факторах, влияющих на скорость вымирания. На основе изучения данных по позднему ордовику — позднему девону сделан вывод, что разная скорость вымирания связана с заметными изменениями провинциализма (изменения степени провинциализма от высокой до низкой могли совпадать с увеличением скорости вымирания), изменениями климата (сильные климатические изменения в противоположность слабым), уменьшением числа сообществ в процессе эволюции таксонов при расширении ниши, уничтожением рифов, а также важными физическими явлениями, природа которых до сих пор остается неясной.

Обширную информацию о географическом и временно́м распространении дает геологическая летопись. Она предоставляет биологам, интересующимся проблемами эволюции и вымирания, больший материал для исследований, чем может дать изучение современного животного мира. Здесь уместно сравнить пробирку, полную дрозофил, и глобальную картину распределения ископаемых остатков — первую, рассматриваемую под микроскопом, а вторую — в телескоп. Можно ли извлечь из них разные выводы относительно тех же самых основных проблем? Думаю, что да. Многие вопросы, которые трудно или совсем невозможно изучать на современном материале, можно рассматривать с помощью ископаемых. Геолог может намного улучшить качество стратиграфических корреляций, на которых строится большинство геологических выводов, а также расширить свои знания о них, уделив больше внимания той информации, с которой мы имеем дело в нашей работе.

В прошлом палеонтологи большое внимание обращали на сходство фауны. Сходство подчеркивалось для того, чтобы обеспечить геологов более надежной хроностратиграфической шкалой, а палеонтологов — более совершенной схемой, на фоне которой раскрывается ход эволюции органической жизни. В настоящее время еще важнее подчеркнуть различия в фауне, что позволяет нам изучать одновременно вопросы биогеографии и экологии сообществ. Эти два подхода дополняют друг друга, если они действуют совместно. Их нельзя рассматривать как противоположные или противоречащие. При любой попытке извлечь все данные, предоставляемые нам ископаемой летописью в биологическом и геологическом аспектах, необходимо сначала оценить черты сходства, а затем различия в информации. Если нет возможности рассмотреть одновременно сходство и различия, то это может привести к ошибкам при изучении хроностратиграфии, биогеографии и экологии сообществ.

В своих попытках точно разобраться в основных вопросах скорости эволюции и вымирания автор старался использовать всю возможную информацию, которую дает геологическая летопись. Мы имеем многочисленные данные о величине биогеографических единиц, размерах сообществ животных, количестве таксонов, обилии рифов, областях эвапоритовых фаций и распространении морских осадков; о времени проявления таких важных физических явлений, как оледенения и изменения климата; информацию об областях, в которых обитают сообщества животных, а также об их общей численности в определенные отрезки времени. Для всех временных интервалов фанерозоя имеется достаточно информации о величине популяций, члены кото-

рых потенциально могут скрещиваться между собой. Почему же не воспользоваться ею?

Выводы, сделанные в данной работе, подтверждают мысль, высказанную Майром [175]: «...мы все больше убеждаемся в том, что величина популяции является самым важным показателем генетического изменения. Чем меньше популяции (при прочих равных характеристиках), тем больше вероятность быстрого генетического изменения. Однако ископаемая летопись отдает предпочтение широко распространенным видам, богатым особями. Как мы теперь понимаем, эта группа видов представляет собой исключение и имеет самую низкую скорость эволюции и видообразования. Таким образом, геологическая летопись представляется искаженным набором видов. Во всех случаях в ископаемом состоянии плохо сохраняются остатки организмов, испытывавших быстрое видообразование и мало географически изолированных».

Точка зрения Майра распространяется на бóльшую часть образцов, которыми мы располагаем, но имеется также достаточно образцов, подтверждающих его теорию о важности популяции небольшой величины для быстрого видообразования.

В настоящей работе автор совсем не касается вопросов о дрейфе континентов, тектонике плит и т. д., так как, по его мнению, приведенные здесь биологические данные не имеют прямого отношения к этим проблемам. Такая точка зрения может быть неправильно истолкована горячими сторонниками крайних взглядов по многим из этих дискуссионных вопросов, но объективный научный анализ собранных здесь данных не позволяет использовать их для усиления или ослабления позиций той или иной теории. Живые организмы способны перемещаться самыми различными способами, которые могут не быть непосредственно связаны со стабильностью или нестабильностью частей земной коры. Многие из этих способов еще до конца не изучены. Биогеографические границы, общие для более чем одного континента, могут трактоваться по-разному (как соответствующие или противоречащие различным моделям тектоники плит). Наши сведения о глобальном таксономическом разнообразии еще недостаточно полны, чтобы мы могли дать исчерпывающее решение этих вопросов. Увеличение информации в будущем, возможно, будет способствовать тому, что с помощью биологических данных станет возможным решать некоторые вопросы такого рода. Информация, представленная в настоящей работе, по мнению автора, все еще не позволяет однозначно ответить на них. Она позволяет лишь говорить о малой вероятности движения континентов в меридианальном направлении, начиная с силура.

Автор надеется, что представленное здесь исследование поможет ученым, занимающимся сообществами животных и их функционированием, работать в более тесном содружестве с теми, кто имеет дело с проблемами биогеографии. Хотелось бы думать, что эти ученые не будут больше рассматривать проблемы экологии сообществ отдельно от проблем биогеографии, ибо эти два вопроса нераздельно связаны между собой.

Успехам биогеографии значительно способствовали публикации последних трех лет: «Фаунистические провинции во времени и пространстве» [326], «Палеобиогеографический атлас» [113], «Организмы и континенты во времени» [307]. Во всех этих изданиях можно найти много материала по биогеографии мелководных морских беспозвоночных.

В процессе подготовки настоящей работы к опубликованию автор находился под большим влиянием работ Майра и Симпсона. Их описания процесса эволюции в естественных условиях оказались для автора очень ценными, но эти ученые ни в коей мере не могут отвечать за неточности или ошибки, допущенные автором.

Книга состоит из трех частей. В части I, содержащей четыре главы, освещены проблемы темпов эволюции и вымирания. В части II, состоящей из трех глав, изложенное ранее подтверждается палеоэкологическими и био-

географическими данными, полученными из летописи силура и девона. Часть III представляет собой заключение.

Я очень благодарен за помощь в работе многим лицам. Мои исследования начались в 1948 г., и с тех пор я постоянно получал помощь и советы от очень многих коллег и друзей. Ниже приводится список только тех лиц, кто непосредственно помогал мне при написании книги; но это никоим образом не освобождает меня от необходимости выразить признательность и всем остальным, кто помогал мне в течение предшествовавших лет.

Я очень признателен Э. Андерсону (Темплский университет, Филадельфия); У. Берри (Калифорнийский университет, Беркли); Р. Бурке (Департамент природных ресурсов, Квебек); Р. Бретски (Университет штата Нью-Йорк, Стони-Брук); П. Клауду мл. (Калифорнийский университет, Санта-Барбара); Дж. Деннисону (Университет Северной Каролины, Чапел-Хилл); Р. Флори, П. Исааксону и Д. Рору (Университет штата Орегон, Корваллис); Г. Фуксу (Музей естествознания земли Баден-Вюртемберг, Карлсруэ); Э. Гиллу (Национальный музей штата Виктория, Мельбурн); Дж. Грею, У. Холсеру и Н. Севиджу (Орегонский университет, Юджин); Ч. Харперу мл. (Университет штата Оклахома, Норман); Э. Кауфману (Национальный музей США, Вашингтон); Э. Лёблих (Калифорнийский университет, Лос-Анджелес); А. Мартинссону (Упсальский университет, кафедра палеобиологии, Упсала); Э. Майру (Музей сравнительной зоологии Гарвардского университета, Кеймбридж, Массачусетс); С. Мак-Керроу (Оксфордский университет, Англия); А. Мейерхоффу (Американская ассоциация геологов-нефтяников, Талса); У. Оливеру мл. (Геологическая служба США, Вашингтон, округ Колумбия); А. Ормистону («Amoco Production Company», Талса, Оклахома); Э. Палмеру (Университет штата Нью-Йорк, Стони-Брук); А. Поттеру (Университет шата Орегон, Корваллис); А. Шоу («Amoco Production Company», Денвер); Л. Рикарду (Музей штата Нью-Йорк, Олбани); П. Шихану (Университет западного Онтарио, Лондон); Дж. Симпсону (Научное учреждение на основе фонда Симроу, Таксон); Дж. Таленту (Университет Маккуори; Норт-Райд, Новый Южный Уэльс); Дж. Валентайну и Дж. Липпсу (Калифорнийский университет, Дейвис); П. Уоллес (Империал Колледж, Лондон); В. Уолмсли (Уэльский университет, Суонси); Р. Уоткинсу (Оксфордский университет, Англия); А. Райту (Колледж Вуллонгонгского университета, Вуллонгонг, Новый Южный Уэльс); Д. Ялону (Иерусалимский еврейский университет, Иерусалим); А. Циглеру (Чикагский университет, Чикаго).

Я также благодарен многочисленным критикам за тщательный просмотр рукописи и критические замечания, которые помогли мне лучше понять затронутые проблемы, но этих лиц ни в коем случае не следует считать ответственными за ошибки и просчеты в моей книге.

Г-жа Г. Меррей (Лаббок, Техас) и г-жа И. Карилло Б. («Petroleos Mexicanos», Тампикс) любезно предоставили мне образцы *Batturia mexicana* из толщи Тамаулипас. П. Карлс, Вюрцберг, позволил мне использовать последние данные, относящиеся к выделенному им новому роду *Batturia*. Я весьма обязан У. Оливеру мл. (Геологическая служба США, Вашингтон) за определение коралла из отложений Шохари в северной Алабаме, любезно переданного Т. Каррингтоном (Университет города Оберн). А. Норрис (Геологическая служба Канады, Калгари) любезно предоставил сведения о Гудзонской платформе и бассейне Уиллистон. Кроме того, А. Норрис, так же как Г. Треттин, Э. Белие и Б. Норфорд (Геологическая служба Канады, Калгари), критически прочли рукопись. Ф. Пул (Геологическая служба США, Денвер) любезно просмотрел рукопись и сделал ценные замечания, относящиеся к палеогеографическим данным по западной части США; то же самое сделали Дж. Деннисон (Университет Северной Каролины, Чапел-Хилл) по центральным и южным Аппалачам. Я признателен Л. Штёрмеру (Университет Осло, Осло) за то, что он доказал близкое соответствие сообщества эвриптерид

Киельсвиг-Веринга, имеющимся в его распоряжении коллекциям. Р. Гаррелс (Гавайский университет, Гонолулу) великодушно ознакомил меня с некоторыми взглядами на процессы доломитизации в донных отложениях.

Я очень благодарен следующим палеонтологам за их помощь в проверке данных, представленных на рис. 27: Дж. Темплу (колледж Биркбек, Лондон, Англия); Я. Бергстрёму (Лундский университет, Лунд, Швеция); Дж. Джонсону (Университет штата Орегон, Корваллис); Дж. Картеру (Музей Карнеги, Питтсбург, Пенсильвания); Дж. Датро (Геологическая служба США, Вашингтон); Т. Амсдену (Геологическая служба Оклахомы, Норман); В. Г. Уолмсли (Уэльский университет, Суонси); Л. Коксу (Британский музей естественной истории, Лондон); П. Сартенеру (Бельгийский королевский институт естественных наук, Брюссель); В. Струве, (Зенкенбергский естественный музей, Франкфурт-на-Майне); В. Януссону (Государственный музей, Стокгольм) и А. Райту (Королевский университет Белфаста, Белфаст, Северная Ирландия).

Я признателен профессору Т. Ван-Анделу (Океанографический институт Университета штата Орегон) за ознакомление меня с результатами многолетних наблюдений, относящихся к распределению двустворчатых моллюсков на дне современного глубокого моря, а также с оценкой практического отсутствия двустворок в глубоководных колонках грунтов кайнозойского возраста.

И наконец, последняя по очереди, но не последняя по значимости большая благодарность — моим студентам за терпеливое участие в детальных обсуждениях отдельных вопросов на протяжении многих лет. Их вопросы и порой даже «отсутствие понимания» очень помогали мне в процессе формулирования мыслей, изложенных в настоящей книге. Надеюсь, что достаточно озадачивая студентов и давая им пищу для размышлений, я помогал им успешно двигаться вперед в решении стоящих перед ними проблем.

I. ФАКТОРЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ СКОРОСТИ ЭВОЛЮЦИИ И ВЫМИРАНИЯ

Глава 1

Введение

Со времен Дарвина биологи понимали, что видообразование может происходить быстрее в небольших изолированных популяциях, чем в крупных, что подтверждалось сравнением популяций океанических островов и ближайших к ним континентов (например, дарвиновы вьюрки). Концепция большей скорости эволюции в небольших популяциях основывалась почти исключительно на изучении современных видов с точки зрения популяционной генетики и островной биогеографии. В этой книге приводятся доказательства из ископаемой летописи, подтверждающие эту теорию, и делается вывод о том, что происходящее в настоящее время уже неоднократно имело место в прошлом. Здесь распределение популяций рассматривается в трех измерениях не только в одной временнóй плоскости — современной, но и в течение геологического времени.

Исследования брахиопод силура — девона, проводившиеся с 1948 г. на материале, собранном со всего земного шара, постепенно убедили автора в существовании связи между площадью, занимаемой популяциями, и скоростью эволюции. В этом исследовании термин «скорость эволюции» относится в основном к скорости возникновения таксонов, преимущественно родов, как родственных, так и неродственных. Эта скорость возникновения таксонов и есть «таксономическая эволюция»— термин, предложенный Симпсоном [230]. В некоторых случаях мы получаем информацию о филетических отношениях между таксонами во времени, что дает нам возможность определять скорость эволюции, используя термин Симпсона «филетическая эволюция». Кроме того, в работе рассматривается вопрос о скорости «разветвления» близко родственных таксонов («кладогенетическая эволюция» по Майру [174]) вне зависимости от продолжительности существования отдельных таксонов. Автор не пользовался термином Симпсона [230] «морфологическая эволюция» для обозначения скорости изменения морфологии в филетически родственной группе. В книге не затронут вопрос о «мозаичной» эволюции внутри разных групп. Изучение биогеографических единиц помогает понять, что периоды наибольшей скорости возникновения новых таксонов (не путать со скоростью появления таксонов, мигрирующих из неизвестных источников) совпадают с периодами наивысшего провинциализма и, следовательно, обилия изолированных сообществ по сравнению с периодами космополитизма.

На рис. 1 представлены факторы, тесно связанные с величиной популяции, которые можно определить с помощью информации из геологической летописи. К этим факторам, относительное значение которых меняется от одного интервала времени к другому, относятся следующие: регрессия и трансгрессия моря, количество представленных сообществ животных, количество существующих биогеографических единиц (зависящих от количества и местоположения барьеров, препятствующих миграции фауны в данное время), наличие единообразного или сильно дифференцированного климатического

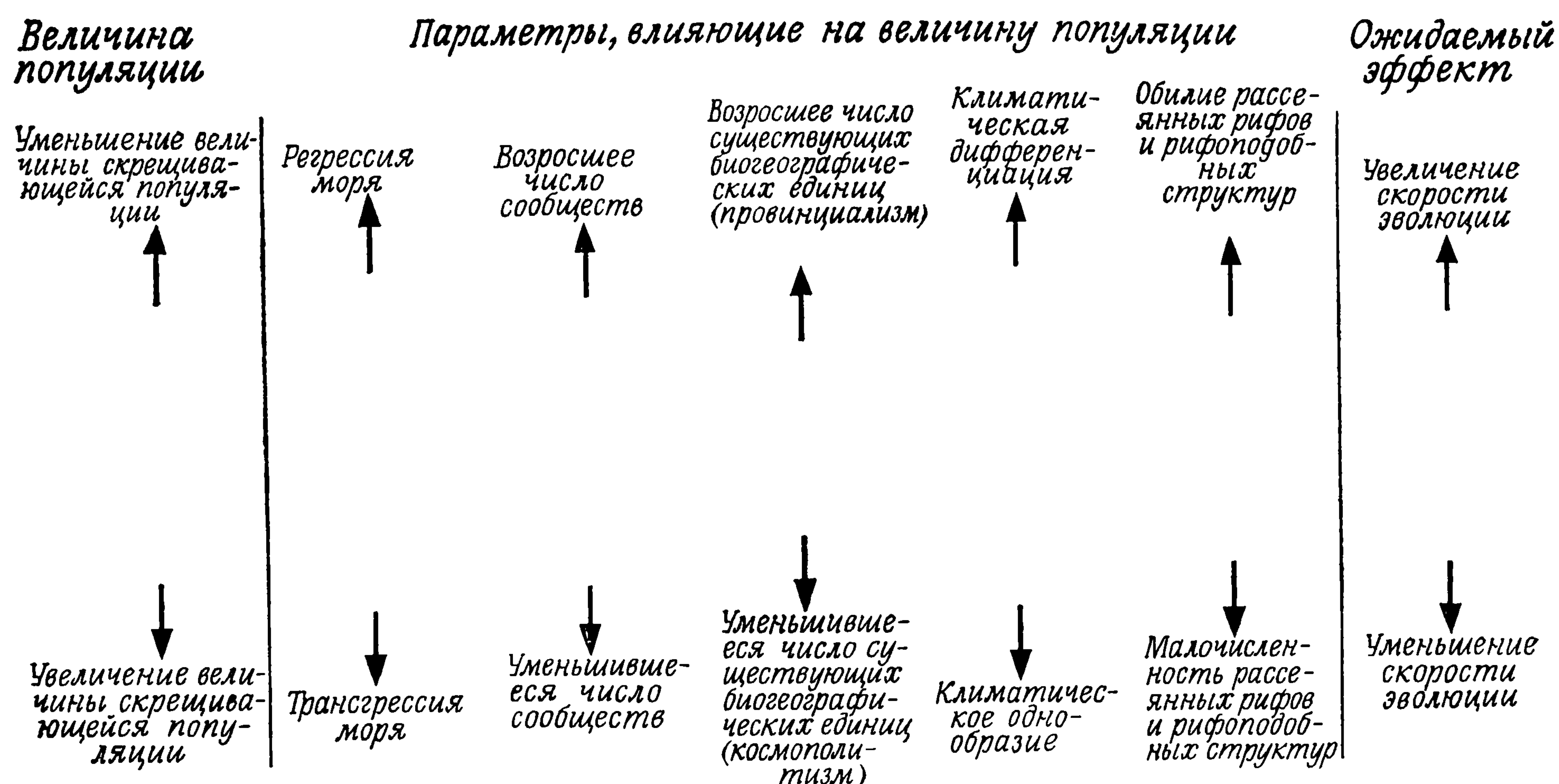


РИС. 1. Схема, иллюстрирующая влияние ряда сравнительно независимых факторов на скорость эволюции и величину популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой.

Если все эти факторы действуют в одинаковом направлении в одном временнóм интервале, они усиливают друг друга, но, когда они направлены в разные стороны, они дают промежуточную величину скорости эволюции и скрещивающейся популяции.

режима, а также малочисленность или обилие рифов и рифоподобных структур. Все эти факторы тесно связаны как с величиной, так и с фактическим количеством популяций, члены которых свободно скрещиваются между собой. В какие-то отрезки времени эти факторы распределяются так, что они усиливают друг друга, тогда как временами они в большей или меньшей степени противостоят друг другу [1]. Результирующие скорости эволюции и вымирания для любого периода времени, как в целом, так и для отдельных популяций, зависят в конечном счете от взаимодействия этих факторов. Оказывается, что характер и интенсивность этих факторов никогда не бывают одинаковыми в разные периоды времени. Этот вывод подтверждается тем, что как во времена космополитизма, так и провинциализма скорость возникновения новых таксонов достигает наибольшей величины в сообществах, занимающих скорее небольшие, чем большие, площади («большие» и «небольшие» площади означают здесь суммарную площадь в глобальном масштабе). Если коррелировать площадь, занимаемую скрещивающейся популяцией, с величиной популяции, то становится очевидным вывод, что скорость эволюции изменяется обратно пропорционально величине популяции, как было установлено для ныне живущих организмов. Наблюдается сильная тенденция к увеличению скорости эволюции мелководных бентических организмов, которые «процветали» в эпиконтинентальных морях и на окраинах геосинклиналей в периоды регрессий, сопровождающихся уменьшением величины популяций, а не в периоды обширной трансгрессии моря, если остаются постоянными прочие факторы, влияющие на величину популяций. Сильно различающиеся климатические условия способствуют разделению районов мелководья почти таким же образом, как барьеры, препятствующие миграции фауны. Сильно дифференцированные климатические режимы можно рассматривать как барьеры. Наличие или отсутствие рифов и рифоподобных построек влияет на общие скорости эволюции, так как создает особые периферические обстановки, в которых могут развиваться небольшие эндемичные рифовые и связанные с рифами популяции. Такие сходные с рифами фации

[1] Список цифровых примечаний см. в конце книги (стр. 285—296)

можно считать особым типом периферических условий обитания. Такого же мнения придерживался Валентайн [247] при интерпретации данных, полученных большей частью по кайнозою запада Северной Америки. Эта книга представляет собой сводку по биогеографии, сообществам организмов, рифам, климатическим условиям, регрессиям — трансгрессиям моря и барьерам, препятствующим распределению фауны. На этих данных основывается вывод, что скорость эволюции в первую очередь регулируется величиной популяции.

Большинство материалов по брахиоподам, использованных в этом исследовании, относится к родам, а не к видам. Это вполне закономерно, ибо наши знания о родах брахиопод надежны и основываются на информации по всему земному шару, тогда как виды, относящиеся к разным родам, недостаточно хорошо изучены, чтобы служить основой для дискуссии. Может возникнуть мнение, что многие «роды», рассматриваемые в нашей книге, неонтологи назвали бы видами, но опыт систематиков, занимающихся ископаемыми остатками, подтверждает, что палеонтологи подразумевают под «видом» примерно то же, что и неонтологи.

Чтобы подтвердить сформулированный выше вывод, необходимо также рассмотреть глобальные палеогеографические и литофациальные реконструкции, разработанные для силура в процессе составления корреляционных схем по этому периоду, и аналогичную информацию по девону. Кроме того, необходимо рассмотреть некоторые возможные барьеры на пути миграции фауны, потенциально способствовавшие развитию провинциальных условий. Такими потенциальными барьерами для фауны являются крупные массивы суши и вод крайне повышенной солености на платформах. Наличие и положение морских течений, имеющих определенные температурные характеристики, и взаимоотношение вод повышенной солености и суши также играют определенную потенциальную роль в появлении барьеров для миграции фауны.

Со времени выхода в свет работы автора по зоогеографии брахиопод раннего девона [37], работы Джонсона по зоогеографии брахиопод среднего девона [133] и статьи автора по распределению сообществ брахиопод в силуре—девоне [38] появились новые работы по девону (рис. 2).

В свете этих данных величина скрещивающихся популяций гораздо более важна для определения скоростей эволюции, чем таксономическое разнообразие в пределах сообщества или факторы, его определяющие. Этот вывод, полученный на материалах по палеозою земного шара, хорошо согласуется с данными по ныне живущим организмам [173].

Естественно, весьма важным регулятором величины скрещивающихся популяций является наличие пищи [83]. Но оценить этот «параметр» геологам очень трудно. Самое большое, что можно сделать, это (предположив, что главная масса известняков имеет биогенное происхождение) считать, что весь первоначальный объем известняков (и замещающих их доломитов), отложившихся в течение определенного отрезка времени (до последующей эрозии), непосредственно зависел от биомассы и в конечном счете — от пищевых ресурсов, потребляемых бентическими морскими организмами. Если признать логичность такого заключения, то кембро-силур должен был быть более богат пищевыми ресурсами, чем послесилурийское время.

По относительному обилию известняков в девоне можно судить, что ранний девон, вероятно, был не столь богат пищей, как средний и поздний. Из этих рассуждений следует, что животные более высокого трофического уровня должны развиваться гораздо быстрее, чем организмы более низкого трофического уровня. Однако, если общая масса известняка не является надежной мерой общей биомассы и пищи, то подобных выводов делать нельзя. Например, мы не имеем точной меры предположительно очень большого по объему ископаемого органического микропланктона (акритарх,

РИС. 2. Обобщенные раннедевонские биогеографические царства (realm) и области (region) (границы изменены по Буко и др. [52]) *.

Береговая линия Британской Колумбии и прилегающих площадей Юкона теперь может быть передвинута дальше на восток по крайней мере на 50 миль к востоку от желоба Скалистых гор. Такое перемещение обосновывается находками брахиопод зигенско-эмского возраста (в том числе хорошо развитых *Cortezorthis*) в районе ледникового поля Ллойд-Джордж и монограптид зигенско-эмского возраста к югу. Пунктиром оконтурены области суши.

* Здесь и далее по всей книге realm переводится дословно как «царство», а region — как «область». Замена термина «царство» терминами «надобласть» или «пояс» вряд ли правомочна.— *Прим. ред.*

хитинозои и т. д.), который был, возможно, весьма важным компонентом морской пищи в раннем палеозое. Еще более серьезное возражение состоит в том, что большое количество органогенного карбоната кальция, отлагавшегося на платформах, могло тут же раствориться; это лишило бы смысла рассмотрение оставшейся породы как показателя исходной биомассы. По этой причине не было предпринято серьезных попыток измерения объема известняка на единицу времени.

Наконец, следует подчеркнуть, что, хотя величина скрещивающихся популяций является первоочередным регулятором скорости эволюции животных, это ни в коем случае не означает, что данный «параметр» представляет собой единственный регулятор. Существует множество биологических и физических факторов, весьма существенно влияющих на скорость эволюции на более низком уровне. После изучения влияния величины популяций наступит время, когда можно будет более точно определить влияние многих других факторов.

Цель данной книги — показать, что первостепенным регулятором скорости эволюции является величина популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой. Величина популяции регулируется множеством факторов (рис. 1), которые варьируют во времени. Однако наша способность оценить абсолютную продолжительность различных интервалов времени несовершенна и может быть подвергнута критике. Об этом мы будем говорить позже.

Определение величины скрещивающейся популяции вида

Автор оценивает величину скрещивающейся популяции, связывая ее с площадью, на которой встречается вид. Подобная оценка необходима для доказательства связи между скоростью эволюции и величиной популяции. Как же определяются эти площади и каким образом размеры популяции связаны с этими площадями?

Для ответа на этот вопрос нам придется воспользоваться разного рода данными. Во-первых, необходимо определить площадь, занимаемую биогеографической единицей (или единицами), на которой встречается таксон. Совершенно ясно, что таксон, ассоциирующийся с биогеографической единицей небольшой площади, будет включать меньшую популяцию этого таксона, чем таксон, связанный с биогеографической единицей большей площади. Здесь мы делаем предположение, что плотности популяций в обоих случаях примерно одинаковые.

Во-вторых, таксон в пределах одной биогеографической единицы, ассоциирующийся с определенным сообществом или сообществами, будет занимать меньшую площадь, чем таксон, ассоциирующийся со всеми сообществами в этой биогеографической единице. Если известно, что сообщество занимает лишь небольшую часть биогеографической единицы, то популяция соответственно также будет небольшой. Здесь мы снова предполагаем, что плотность популяции для разных таксонов примерно одинакова.

В-третьих, известно, что фации рифового типа в силуре — девоне занимали лишь небольшую часть мелководных континентальных районов. Поэтому таксоны, ассоциирующиеся с рифами, будут занимать небольшую часть площади любой биогеографической единицы. Маловероятно, чтобы рифовые фации в течение любого промежутка времени в силуре — девоне занимали до 10% мелководья.

Необходимо определить площадь, занимаемую сообществом, в котором обитает интересующий нас таксон. Это легко сделать для некоторых интервалов времени (например, сообщества *Virgiana*, *Pentamerus* и *Eocoelia* в лландовери Северного силурийского царства). Для других отрезков времени это сделать нельзя, но можно установить верхний предел, определив площадь

биогеографической единицы, на которой обитает таксон (в частности, сообщество *Karpinskia* Уральской области в раннем девоне).

Предположение, что таксоны замковых брахиопод будут иметь одинаковую плотность популяции, берется в виде первого приближения, хотя в действительности, конечно, ясно, что разные виды имеют разные плотности популяций. Справедливо также и то, что некоторые таксоны встречаются только в виде очень редких рассеянных экземпляров. Однако громадное большинство рассматриваемых нами замковых брахиопод встречается в виде скоплений, которые соответствуют довольно плотному поселению на любой данной площади. Случайные редкие экземпляры таких таксонов легче всего рассматривать либо как встречающиеся вблизи границ сообщества, в котором этот вид изобиловал, либо как перенесенные (обычно лишь на небольшое расстояние) с площади их первоначального развития. Фактическое число экземпляров в отдельных коллекциях, хотя и немногочисленных, соответствует этим предположениям, и все заключения сделаны исходя из этого.

Стратиграфическая основа

Шкала относительного времени для силура — девона основана на фаунистической последовательности в стратиграфических разрезах и их корреляции по всему миру. Надежность такой шкалы частично зависит от степени современного понимания эволюции различных групп родственных таксонов, степени провинциализма в течение каждого интервала времени, трудности или легкости, с которой была установлена точная корреляция между различными биогеографическими единицами, степени дифференциации сообществ в каждом временно́м интервале и от трудности или легкости корреляции различных сообществ (как бентических, так и планктонных).

Берри и Буко [17, 21, 23—28] суммировали данные по литофациям, палеогеографии, корреляции (около 800 колонок) и ископаемым, являющимся основой для корреляции силурийских отложений земного шара.

Бердан и др. [15] рассматривали корреляцию раннего девона, а Буко и Джонсон [42] — корреляцию раннего девона восточной части Северной Америки; Джонсон и др. [137] провели корреляцию раннего девона западной части Северной Америки.

Глава 2

Структура сообществ в силуре—девоне

Для определения величины скрещивающихся популяций с точки зрения занимаемой ими площади необходимо измерить площади сообществ, в которых они обитают. В настоящей главе рассмотрены термины, с помощью которых определены такие сообщества, а также заново разработанная схема бентосных комплексов, по которой произведена их систематическая классификация. Принятие схемы бентосных комплексов делает возможным иерархическое подразделение информации о сообществах (бентосные комплексы, группы сообществ, комплекс сообществ и сообщества). Более подробный анализ такого рода классификации сообществ дан Уоткинсом и др. [260].

Проще говоря, под «бентосным комплексом» автор понимает группу сообществ, которые неоднократно встречаются в разных частях региона (в течение некоторых периодов времени даже на всем земном шаре) в том же самом положении по отношению к береговой линии. Распространение этих комплексов, вероятно, контролируется как температурой, так и глубиной. Корреляция с глубиной, весьма вероятно, связана с тем, что в большинстве случаев температура изменяется в зависимости от глубины. Присутствие или отсутствие разных сообществ в бентосном комплексе зависит и от разных других факторов, многие из которых будут рассмотрены ниже. Бентосные комплексы систематизированы по признаку удаления от береговой линии, как показано в табл. 1 и на рис. 3—10. Несмотря на это, следует подчеркнуть, что эти

Таблица 1

Зональная схема бентосных комплексов, связанных с глубиной, используемая в настоящей работе

1	*2*	*3*
Сообщество *Lingula*	*Lingula* зона	Бентосный комплекс 1
Сообщество *Eocoelia*	*Eocoelia* зона	Бентосный комплекс 2
Сообщество *Pentamerus*	*Pentamerus* зона	Бентосный комплекс 3
Сообщество *Stricklandia*	*Stricklandia* зона	Бентосный комплекс 4
Сообщество *Clorinda*	*Clorinda* зона	Бентосный комплекс 5
Пелагическое сообщество		Бентосный комплекс 6
		Пелагическое сообщество

1 — данные Циглера [270], с изменениями Циглера и Буко [17], и Буко [38]; *2* — данные Циглера и Буко [17], с изменениями Берри и Буко [18, 50], и Грея и Буко [109]; *3* — термин, используемый в этой книге.

Эллес [300] предложила схему бентосных комплексов, которая очень похожа на разработанную много лет спустя Циглером [270]. Ее термин «прибрежный район, крупные брахиоподы» эквивалентен нашему бентосному комплексу 2. Ее «удаленный от берега внутренний район, трилобиты и брахиоподы» эквивалентен нашим бентосным комплексам 3—5. Ее «удаленный от берега, срединный район, трилобиты, и внешний — граптолиты и трилобиты» эквивалентны нашему бентосному комплексу 6; а ее «район планктона со спокойными водами и граптолитами» эквивалентен нашему пелагическому сообществу. Ее данные по ордовику и силуру также подчеркивают увеличение таксономического разнообразия граптолитов от одного комплекса к другому по мере удаления от берега (рассматриваемое Берри и Буко [20] как зональность глубин). К сожалению, сделанные ею выводы были представлены столь робко, что они не попали в поле зрения геологов и палеонтологов. И лишь более чем через 25 лет после появления ее работы эти проблемы привлекли внимание ученых, главным образом благодаря Циглеру.

Обстановки			малоподвижных вод		подвижных вод	неклассифицированные		скалистого дна
Разнообразие			умеренное и высок.	единичный таксон	единичный таксон	умеренное	низкое	высокое
Неморская обстановка			Не установленные до сих пор окаменелости					
Морская обстановка — Удаление от береговой линии	Б.К. 1	Эпифауна	2 У	1			Сообщество лингулид–орбикулид 3	
		Инфауна				Сообщество пелеципод		
	Б.К. 2		? Сообщество Cryptothyrella–Mendacella У		? Сообщество Cryptothyrella			
	Б.К. 3		Сообщество Linoporella В		Сообщества виргианинид; Сообщество тримереллид			Сообщество Linoporella
	Б.К. 4		Сообщество Skenidioides–Dicaelosia		Сообщество стрикландид; Сообщества микрокардиналид			
	Б.К. 5		В	Неподразделенные сообщества		Высокое разнообразие		
	Б.К. 6							

РИС. 3. Донные нерифовые сообщества раннего и среднего лландовери (Северное силурийское царство).

Все сообщества, перечисленные в каждом бентосном комплексе, возможно, охватывают весь комплекс. *1* — сообщество ринхонеллид; *2* — сообщество гомоланотид — *Plectonotus*; *3* — сообщество *Arthrophycus*; *Б. К.* — бентосный комплекс; *У* — умеренное разнообразие; *В* — высокое разнообразие. (Изменено и дополнено по Буко [38].)

комплексы не всегда встречаются на одинаковом расстоянии от берега. Их фактическая удаленность от берега регулируется другими факторами, среди которых одним из самых важных является наклон дна.

В табл. 1 представлена схема морских сообществ бентических организмов, которая используется в настоящей книге. «Сообщества» в понимании Циглера [270], как станет ясно из следующих глав, не являются гомологами сообществ в понимании большинства экологов, изучающих современные обстановки. Схема Циглера [270] по позднему лландовери была распространена на весь силур, ранний девон и частично была переинтерпретирована Буко [38]. Стратиграфическая корреляция в пределах каждого сообщества, относящегося к определенному бентосному комплексу, от места к месту более надежна, чем между сообществами одного возраста, имеющими сравнительно мало общих таксонов. Берри и Буко [18, 20] предложили термин Циглера «сообщество» заменить термином «зона донной морской жизни», также определяя его названием рода, поскольку разнообразные ассоциации ископаемых остатков, встречающихся в пределах каждого «сообщества» Циглера, более близки тому, что экологи могли бы назвать сообществом. Термин Циглера «сообщество» более близок, хотя и не идентичен, биому экологов или, возможно, зоне обитания флоры. Ввиду того что в геологии уже имеется много типов «зон», автор предлагает пользоваться термином «бентосный комплекс», как показано в табл. 1. Принятие этого термина позволит специалистам также пользоваться параллельными терминами для планктонных сообществ, пронумерованных в таком же порядке или другим независимым образом. Термин «бентосный комплекс» отнюдь не дает никакой информации об условиях среды: фактической глубине, состоянии воды, температуре,

Обстановки	малоподвижных вод		подвижных вод	неклассифицированные		малоподвижных вод повышенной солености
Разнообразие	умерен. и высокое	единичн. таксон	единичный таксон	умеренное	единичн. таксон	низкое
Неморская обстановка	Не установленные до сих пор окаменелости					
Обстановка солоноватых вод				Сообщество Hughmilleriidae–Stylonuridae		
Морская обстановка — Удаление от береговой линии: Б.К. 1 (Эпифауна / Инфауна)	2 У	4 1		Сообщество пелеципод	Сообщество орбикулид–лингулид 5	
Б.К. 2	? Сообщество Salopina У	Сообщество Protathyris; Сообщ. Atrypella; Сообщество пластинчатых строматопор	? Сообщество Eocoelia; Сообщество Favosites и массивных строматопор	Сообщество Tuvaella •	Сообщество Nalivkinia; Сообщество Hyattidina 6	Сообщество эвриптерид
Б.К. 3	Сообщество Striispirifer В; Сообщество Ⓐ Dicaelosia–Orthostrophella В	Сообщ. Dayia; Сообщ. Dubaria; Сообщ. Gracianella; Сообщество фацелоидных кораллов и ветвистых колоний альвеолитов	Сообщества пентамеринид Ⓑ; Сообщества субрианинид Ⓒ; Сообщества гипидулинид Ⓓ; Сообщества тримереллид Ⓔ			Сообщество Zoophycos
Б.К. 4	3 Dicaelosia–Skenidioides	Сообщ. Gracianella	Сообщества стрикландид; Сообщества микрокардиналид			
Б.К. 5	В		Нерасчлененные сообщества. Высокое разнообразие			
Б.К. 6	Сообщ. морских звезд				7	

Ⓐ Ⓑ Ⓒ Ⓓ Ⓔ

РИС. 4. Донные нерифовые сообщества позднего лландовери — лудлова (Северное силурийское царство, включающее Урало-Кордильерскую и Северо-Атлантическую области позднего силура).

Все сообщества, перечисленные в каждом бентосном комплексе (*Б. К.*), возможно, охватывают весь комплекс. Комплекс рифовых сообществ встречается приблизительно в положении бентосного комплекса 3. Жирная точка — Монголо-Охотская область; *1* — сообщество ринхонеллид; *2* — сообщество гомолонотид — *Plectonotus*; *3* — сообщество ортоцероидного известняка; *4* — сообщество строматолитов; *5* — сообщество *Scolithus*; *6* — сообщество *Cruziana*; *7* — сообщество *Nereites*; *У* — умеренное разнообразие; *В* — высокое разнообразие. (Изменено и дополнено по Буко [38]).

близости к береговой линии и т. д., несмотря на то что размещение комплексов в любом месте, несомненно, сильно зависит от разнообразия этих факторов. В настоящее время автор не предлагает, чтобы эта терминология была принята для сообществ, обитавших в неморских условиях и в солоноватых водах, так как мы еще не имеем опыта решения проблем, которые могут возникнуть в связи с этим. (Кальвер [67, 68] приводит данные по солоноватоводным и прибрежным неморским сообществам раннего карбона и отмечает, что при наличии достаточной информации не возникает никакой проблемы в установлении экологической зональности.) Приняв цифровую нумерацию бентосных комплексов, мы сможем избежать нелепостей, возникающих при использовании названия рода для интервала времени, за много сотен миллионов лет до которого этот род, по которому дано название комплексу, исчез или, наоборот, за сотни миллионов лет до которого он появился. В то же время принятие такой номенклатуры позволяет нам пользоваться

Обстановки		малоподвижных вод		подвижных вод	неклассифицированные		малоподвижных вод повышенной солености
Разнообразие		умеренное и высокое	единичный таксон	единичный таксон	высокое	низкое	низкое
Неморская обстановка		Не установленные до сих пор окаменелости					
Обстановка солоноватых вод			Сообщество Platyschisma		Сообщество Hughmilleriidae—Stylonuridae		
Морская обстановка. Удаление от береговой линии: Б.К. 1	Эпифауна	2 У	4 1			Сообщество орбикулид—лингулид	Сообщество эврептерид
Б.К. 1	Инфауна				Сообщ. пелеципод		
Б.К. 2		? Сообщество Quadrifarius У	Сообщество Protathyris; Сообщество Didymothyris; Сообщ. Atrypella; Сообщество пластинчатых строматопор	Сообщество Favosites и массивных строматопор		• Сообщество Tuvaella	Сообщество эврептерид
Б.К. 3		Сообщество Striispirifer В	Сообщ. Dayia; Сообщ. Dubaria; Сообщ. Gracianella; Сообщество фацелоидных кораллов и ветвистых колоний альвеолитов	Сообщество гипидулинид	Сообщество Eccentricosta		
Б.К. 4		Сообщество Dicaelosia-Skenidioides В	Сообщ. Gracianella				
Б.К. 5				Нерасчлененные сообщества. Высокое разнообразие			
Б.К. 6		Сообщество морских звезд				Сообщество Nereites	

РИС. 5. Донные нерифовые сообщества пржидола (Урало-Кордильерская и Северо-Атлантическая области).

Все сообщества, перечисленные в каждом бентосном комплексе (Б. К.), возможно, охватывают весь комплекс. Комплекс рифовых сообществ встречается приблизительно в положении бентосного комплекса 3. Жирная точка — Монголо-Охотская область; *1* — сообщество ринхонеллид; *2* — сообщество гомоланотид — *Plectonotus*; *3* — сообщество ортоцероидного известняка; *4* — сообщество строматолитов; *У* — умеренное разнообразие; *В* — высокое разнообразие. (Изменено и дополнено по Буко [38].)

обычной системой нумерации бентосных комплексов, независимой от времени. Пользоваться же отдельной номенклатурой для каждого небольшого отрезка времени слишком сложно.

Во избежание путаницы не следует пользоваться для обозначения сообществ названиями мест, формаций или обобщенных особенностей фауны (например, сообщество Биг-Шелл) *. В одной формации или в одном месте может встречаться более чем одно сообщество, поэтому весьма трудно выбрать

* Крупных раковин.— *Прим. перев.*

Обстановки	малоподвижных вод: умеренное	малоподвижных вод: единичный таксон	подвижных вод: высокое	подвижных вод: единичный таксон	неклассифицированные
Обстановка солоноватых вод					Сообщ. Hughmilleriidae–Stylonuridae
Морская обстановка — Удаление от береговой линии: Б.К. 1		Сообщество Cruziana		Сообщество орбикулид–лингулид	
Б.К. 2				Сообщество Harringtonina; Сообщество Clarkeia; Сообщество Heterorthella	
Б.К. 3	Сообщество Australina	Сообщество Amosina			
Б.К. 4					
Б.К. 5					
Б.К. 6	Пелагическое сообщество				

РИС. 6. Донные нерифовые сообщества Мальвинокаффрского царства в силуре.

Все сообщества, перечисленные в каждом бентосном комплексе, возможно, охватывают весь комплекс. Комплекс рифовых сообществ в Мальвинокаффрском царстве отсутствует.

Обстановки	малоподвижных вод: умеренное и высокое	малоподвижных вод: единичный таксон	подвижных вод: умеренное	подвижных вод: единичный таксон
Морская обстановка — Удаление от береговой линии: Б.К. 1	2 У Нерасчлененные сообщества	1; повышенн. соленость		
Б.К. 2	Сообщества Mutationella I и II (A); Сообщество Chonostrophia–Chonostrophiella (I) (J)	Сообщество тентакулитид; Сообщ. Cloudella (H); Сообщество Globithyris (N); Сообщество эвриптерид	Сообщество Hipparionyx	
Б.К. 3	Сообщество Cyrtina (L); Сообщество Plicoplasia (M); Сообщество Beachia (B) В; Сообщество Costellirostra (C) У; Сообщество Amphigenia (K) В	Сообщество Zoophycos (Toonurus); Сообщество пластинчатых строматопор		Сообщество гипидулинид; Сообщество Favosites и массивных строматопор
Б.К. 4	Сообщество Dicaelosia–Hedeina (F) (G) В; Сообщество Coelospira–Leptocoelia (D) (E) У	Сообщество фацелоидных кораллов и ветвистых колоний альвеолитов; Сообщество амбоцелиид		
Б.К. 5				
Б.К. 6	Сообщество морских звезд	Сообщество Nereites		

РИС. 7. Донные сообщества в раннем девоне субпровинции Аппохимчи.

Рифовый комплекс сообществ встречается приблизительно в положении бентосного комплекса 3. Все сообщества, перечисленные в пределах каждого бентосного комплекса (Б. К.), возможно, охватывают весь комплекс. *1* — сообщество строматолитов; *2* — сообщество гомоланотид — *Plectonotus*; *У* — умеренное разнообразие; *В* — высокое разнообразие.

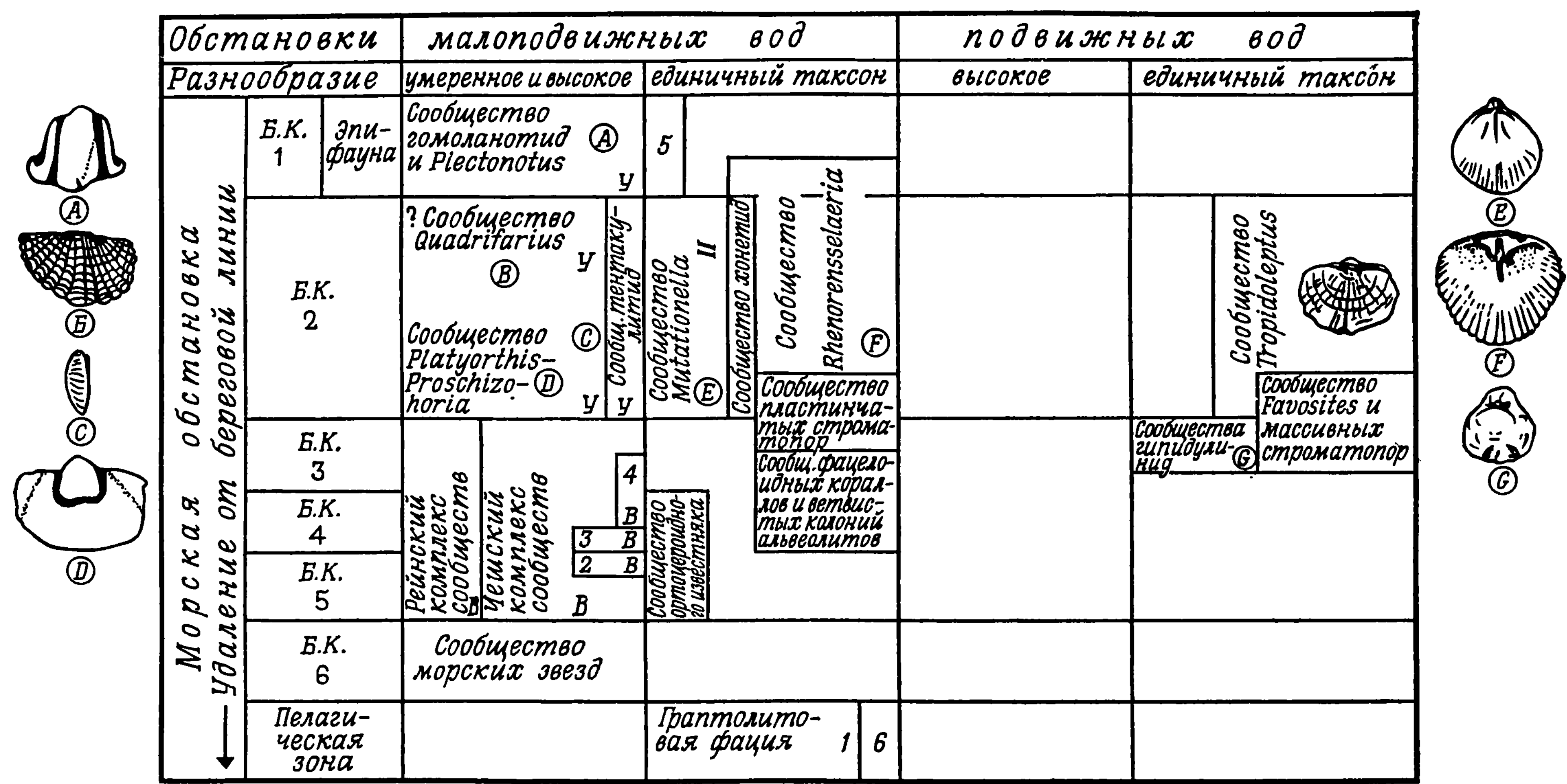


РИС. 8. Донные сообщества в раннем девоне Рейнско-Чешской области.

Сообщества рифового комплекса приблизительно находятся в положении бентосного комплекса 3. *1* — граптолиты, найденные в бентосном комплексе 2 по всей пелагической зоне; *2* — сообщество *Anathyris* — *Pradoia*; *3* — сообщество *Euryspirifer paradoxus*; *4* — сообщество «*Uncinulus*» *orbignyanus*; *5* — сообщество строматолитов; *6* — сообщество *Nereites*; *У* — умеренное разнообразие; *В* — высокое разнообразие. Сообщество *Cruziana* в этом регионе встречается в положении бентосного комплекса 1 [301]. (Изменено и дополнено по Буко [38].)

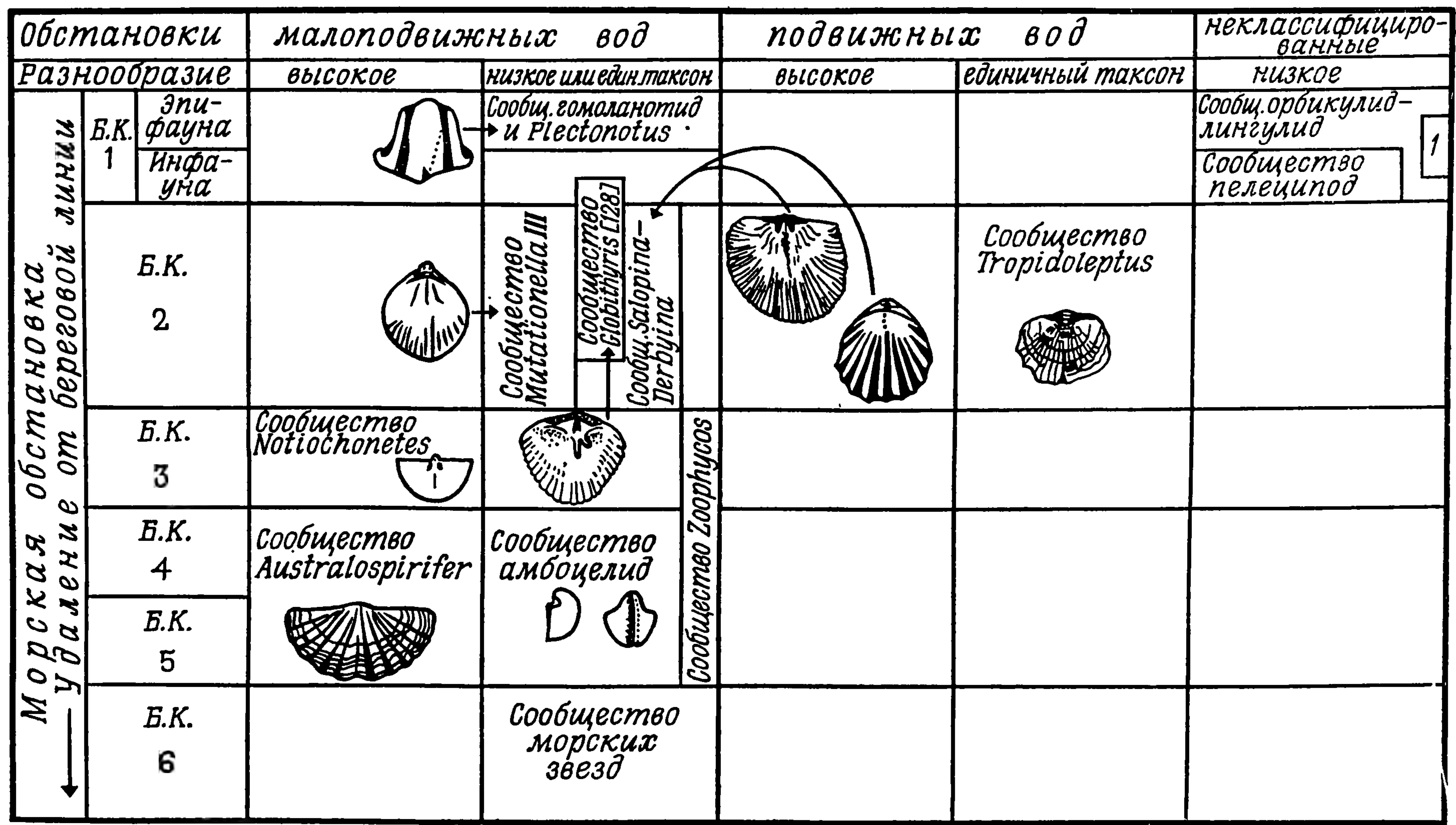


РИС. 9. Донные сообщества в раннем девоне Мальвинокаффрского царства.

Рифовый комплекс сообществ отсутствует. Все сообщества, перечисленные в каждом бентосном комплексе (Б. К.), возможно, охватывают весь комплекс. *1* — сообщество *Cruziana*. (Изменено и дополнено по Буко [38].)

Обстановки		малоподвижных вод		неклассифицированные	подвижных вод
Разнообразие		высокое	низкое или единичный таксон	высокое	единичный таксон
Морская обстановка — Удаление от береговой линии ↓	Б.К. 1		1		
	Б.К. 2		Сообщество Spinella-Buchanathyris		Сообщество Notoconchidium
	Б.К. 3	Сообщество Quadrithyris	Сообщество пластинчатых строматопор; Сообщество Zoophycos		Сообщества гипидулинид; Сообщество Favosites и массивных строматопор
	Б.К. 4	Сообщество Maoristrophia	Сообщество фацелоидных кораллов и ветвистых колоний альвеолитов		
	Б.К. 5		Сообщ. Notanoplia		
	Б.К. 6	Сообщество морских звезд	Сообщество Nereites		

РИС. 10. Донные сообщества раннего девона в области Тасмании.

Рифовый комплекс сообществ встречается в положении бентосного комплекса 3. Все сообщества, перечисленные в каждом бентосном комплексе (Б. К.), возможно, охватывают весь комплекс.
1 — сообщество строматолитов.

определенные четкие признаки фауны (вообразите, сколько стратиграфических единиц в фанерозое характеризовалось крупными раковинами!). Поэтому в настоящей работе по возможности были использованы таксономические обозначения.

Бентосный комплекс 6 встречается мористее «сообществ», выделенных Циглером [270] в Уэльском бордерленде. Этот комплекс включает менее распространенные раковины и, кроме того, многочисленные трилобиты определенных типов (некоторые примеры ископаемых организмов из карадока — ашгилла Швеции, «обитавших на тонкозернистых илах», приведены Шиханом [292]), а в некоторых районах сообщество нотаноплид и сообщество морских звезд. В бентосном комплексе 6 раковины не всегда присутствуют, хотя планктон весьма обилен (граптолиты и дакриоконаридные тентакулитиды в силуре и девоне) [2].

Перекрывание рядов таксонов. Что такое сообщество?

Любые данные о латеральном распределении одного таксона в течение единичного отрезка времени в трех случаях из четырех способны показать, что этот таксон встречается либо сам по себе, либо вместе с любой фиксированной группой других таксонов (это положение схематически изображено на рис. 11А). Вполне нормально, что один таксон может встречаться в определенных условиях строго сам по себе. Легко представить также, что этот таксон будет встречаться на всей площади распространения вместе с одним или несколькими другими таксонами или группами таксонов (см. рис. 11А). Всестороннее рассмотрение этих ассоциаций свидетельствует о том, что определить сообщества как повторяющиеся ассоциации ископаемых [3] не всегда просто. Из рис. 11А ясно, что повторяющиеся ассоциации нашего единичного таксона и того же таксона в различных сочетаниях с другими таксонами дают

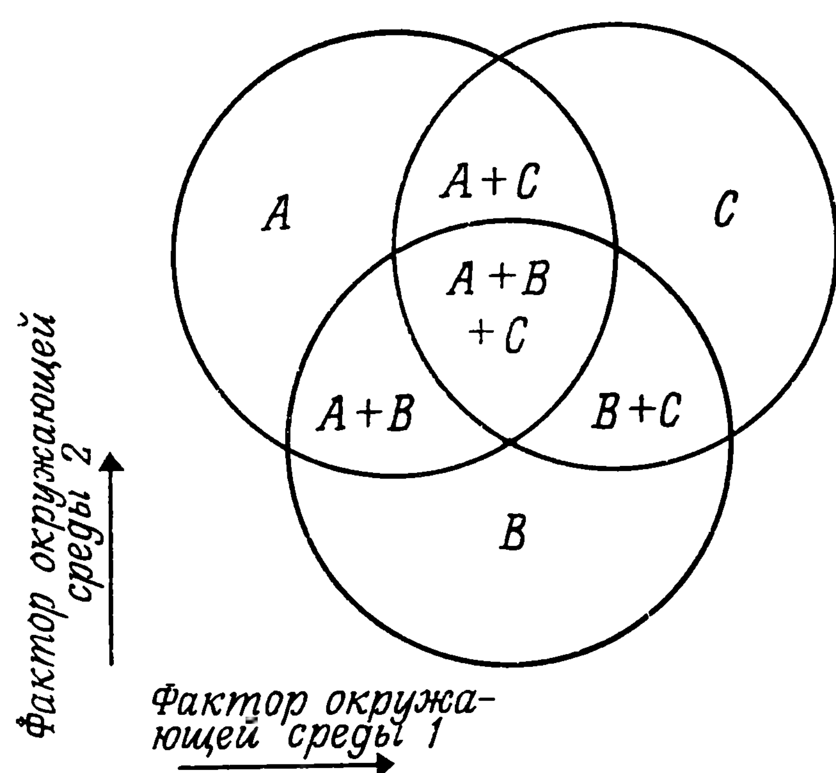


РИС. 11А. Схема, на которой показаны теоретические ряды таксонов *A*, *B* и *C*.

Ряды размещены таким образом, чтобы показать наличие семи сообществ (соответственно состоящих из *A*; *B*; *C*; *A* + *B*; *A* + *C*; *C* + *B* и *A* + *B* + *C*). Важно отметить, что каждый из трех таксонов имеет диапазон условий окружающей среды, позволяющий в какой-то степени одному таксону перекрывать другие. Наличие различных таксономических смещений не умаляет статистической значимости любого из семи сообществ. Иначе говоря, то, что таксон *A* может встречаться сам по себе, совместно с *C* или *B* или и с *B* и *C* одновременно, не противоречит концепции «мультисообщества».

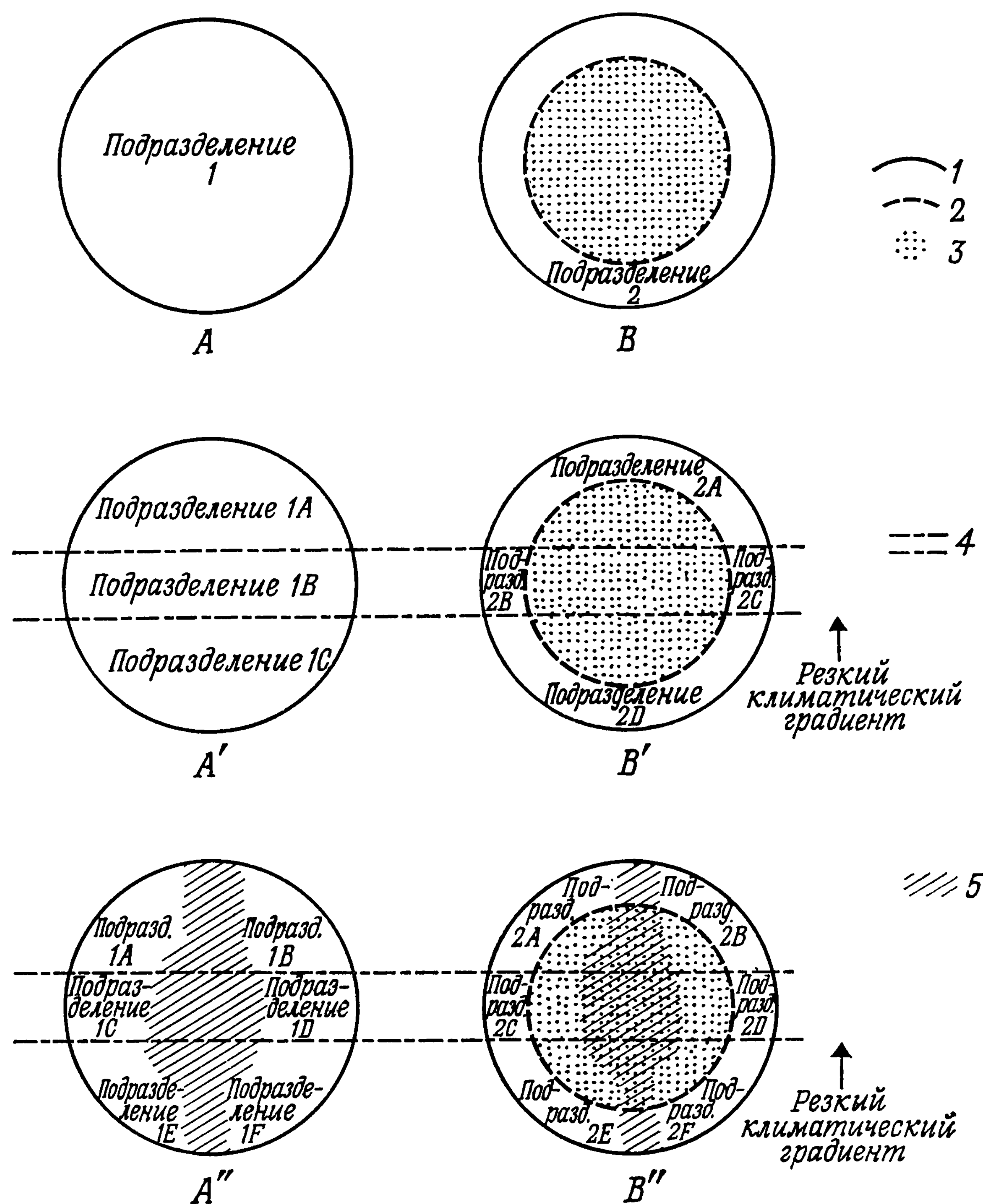


РИС. 11Б. Гипотетический континент, подвергавшийся сильным трансгрессии и регрессии (*A*, *B*).

A′ и *B′* — сильные трансгрессия и регрессия в условиях резких климатических изменений. *A″* и *B″* — сильные трансгрессия и регрессия в условиях резкого изменения климата и наличия биогеографического барьера, идущего под большим углом к климатическому градиенту. Обратите внимание на влияние разных условий на занимаемую сообществами площадь. *A* — полная трансгрессия; *B* — почти полная регрессия; *1* — граница континента; *2* — береговая линия; *3* — суша; *4* — климатический барьер, препятствующий миграции фауны и скрещиванию; *5* — суша, воды высокой солености или другой биогеографический барьер.

нам некоторую информацию о приспособленности всех таксонов к внешней среде. В какой-то части географического ареала отдельные таксоны исключаются из-за ограничивающих факторов окружающей среды, тогда как в других частях их областей распространения они характеризуются общими с другими таксонами требованиями к различным условиям окружающей среды. Иначе говоря, отдельный таксон обитает в средах какого-то определенного диапазона. Уиттейкер [263] детально исследовал вопрос о градиентах окружающей среды и пришел к сходным заключениям, основанным на общих положениях и распределении наземных растений.

На рис. 11А в виде схемы показано теоретическое влияние двух факторов окружающей среды на регулирование распределения трех таксонов. На практике же можно рассматривать гораздо больше факторов, а также более трех таксонов. Такие ситуации можно трактовать как многомерное сверхпространственное распределение, как это делал Уиттейкер [263], при котором возможно предельно большое количество ассоциаций таксонов. Так как лишь немногие из таких распределений будут иметь «нормальный» характер (простое сферическое или эллипсоидальное распределение или их эквиваленты в условиях сверхпространства), то становится ясно, что реальность может оказаться много сложнее. Однако вполне вероятно также, что многие из этих факторов могут влиять на многие группы примерно одинаково, что позволит нам не рассматривать их индивидуально [4].

При классификации сообществ, следуя вышеуказанным аргументам, мы должны встретиться с проблемой установления сообществ, которые во многих случаях, хотя и не всегда, будут содержать таксоны, общие с другими сообществами. То, что некоторые сообщества имеют одинаковые таксоны, не следует понимать так, что эти сообщества являются невалидными или что они идентичны друг другу.

Дополнительной сложностью является потенциальное разнообразие на очень небольших расстояниях (микросреды) ассоциирующихся сообществ; в этих условиях очень незначительный перенос (не более чем на несколько метров) может привести к разнообразным посмертным смешениям. Кон [151] описывает виды *Conus*, на сложное распределение которых сильно повлиял ряд таких «микрофакторов», действовавших в пределах очень небольшого района литорали.

Подобное толкование термина «сообщество» не принимает и не отбрасывает того факта, что таксон или таксоны имеют взаимозависимые, зависимые или независимые отношения с ассоциирующимися таксонами. Иначе говоря, автор определяет и применяет термин «сообщество», не учитывая потенциальной зависимости таксонов. (Обзор определений термина «сообщество» см. у Спидена [235].) Весьма трудно установить потенциальные зависимости ископаемых (это значительно усложняется отсутствием ископаемых остатков мягкотелых организмов). Посмертный перенос органических остатков (о чем мы будем говорить ниже) рассматривается в качестве относительно второстепенного фактора для большинства ископаемых ассоциаций. По-видимому, не обязательно пользоваться специальным термином для обозначения биоценотического сообщества, содержащего мягкотелые организмы, в отличие от сообщества организмов, сохраняющихся в виде окаменелостей. Мы говорим о флоре и фауне прошлого, не подчеркивая, что они представляют собой лишь небольшую часть жизни прошлого [5].

Результаты проведенного исследования показывают, что необходима такая классификация ископаемых сообществ, которая удобна для различных ситуаций и количества информации. Термин «комплекс сообществ» (Complex of Communities) применяется, когда мы не имеем достаточных данных для распознавания разных сообществ, присутствующих на этой территории, но вынуждены сделать вывод о наличии более чем одного сообщества. Термин «группа сообществ» (Community Group) относится к группе биотически близкород-

ственных сообществ, которые обычно встречаются в одном и том же бентосном комплексе или комплексах. Для обозначения промежуточной категории нам, очевидно, потребуется термин «мегасообщество» или аналогичный ему.

Бентосные комплексы и последовательная смена сообществ

При попытке картировать и классифицировать как сообщества животных, так и бентосные комплексы во времени и пространстве встает вопрос об их последовательной смене и ее связи с непрерывным изменением окружающей среды и органической эволюцией. Ранее автор пытался показать [38], каким образом изучение относительного положения и частоты общих таксонов может помочь в определении того, являются ли два последовательных сообщества родственными (одно содержит таксоны, большей частью унаследованные от другого) или нет. Пытаясь решить этот вопрос, автор также обращал внимание на положение одного сообщества по отношению к другим, находящимся по обе стороны от него по горизонтали или по вертикали (во времени). Если мы не сможем с уверенностью отнести сообщества к бентосным комплексам, то мы не сможем разработать метод анализа, который подходил бы для глобальной схемы. Для иллюстрации метода, используемого в этой книге в подобных целях, сообщество *Striispirifer* включено в бентосный комплекс. Здесь следует иметь в виду, что сообщество *Striispirifer* имеет очень мало таксонов (если вообще их имеет), общих для сообществ, находящихся по обе стороны, выше или ниже.

При рассмотрении сообществ верхнего лландовери Циглер в большой степени полагался на присутствие ключевых родов (обычно упомянутых в названиях сообществ, например *Eocoelia* в сообществе *Eocoelia*) при идентификации типа сообщества, к которому следует отнести данный комплекс органических остатков. Другие макроископаемые хотя и не исключались из рассмотрения, но им отводилась малая роль в решении задачи. Коллекции, в которых отсутствовали «ключевые» роды, было нелегко отнести к «сообществу», если только они не были близки соседним коллекциям, имеющим «ключевые» роды. В Уэльском бордерленде эта проблема не представляла особой трудности, но на платформе «ключевые» роды Циглера отсутствуют во многих широко распространенных сообществах, что сильно усложняет выделение сообществ. В Уэльском бордерленде, граничащем с каледонской геосинклиналью, первоначальное распределение разных сообществ очень пятнистое на небольших пространствах, что также способствует посмертному смешению организмов и появлению «ключевых» родов в таких местах, где они не обитали. Общий более крутой наклон дна Уэльского бордерленда позволяет легче определить направление береговой линии и оконтурить места обитания тесно связанных с ней бентосных комплексов и сообществ, чем это может быть сделано на очень пологих платформах. В настоящее время единственный выход из этого затруднения состоит в том, чтобы установить как «горизонтальные», так и «вертикальные связи» сообществ, в которых отсутствуют «ключевые» роды, с сообществами, обладающими ключевыми родами (рис. 12).

Например, сообщество *Striispirifer* в сланцах Рочестер (рис. 13) не имеет никаких «ключевых» родов. Эти сланцы восточнее переходят в песчаник Херкимер. В западной части области распространения этого песчаника также содержится фауна сообщества *Striispirifer*, а для восточной части характерна фауна, относящаяся к бентосным комплексам 1 и 2. К западу сланцы Рочестер переходят в формацию Фоссил-Хилл, состоящую из нескольких слоев, содержащих фауну сообщества пентамеринид бентосного комплекса 3. По вертикали сланцы Рочестер подстилаются известняком Айрондекойт, содержащим в нижней части (пачка Рокуэй) фауну сообщества стрик-

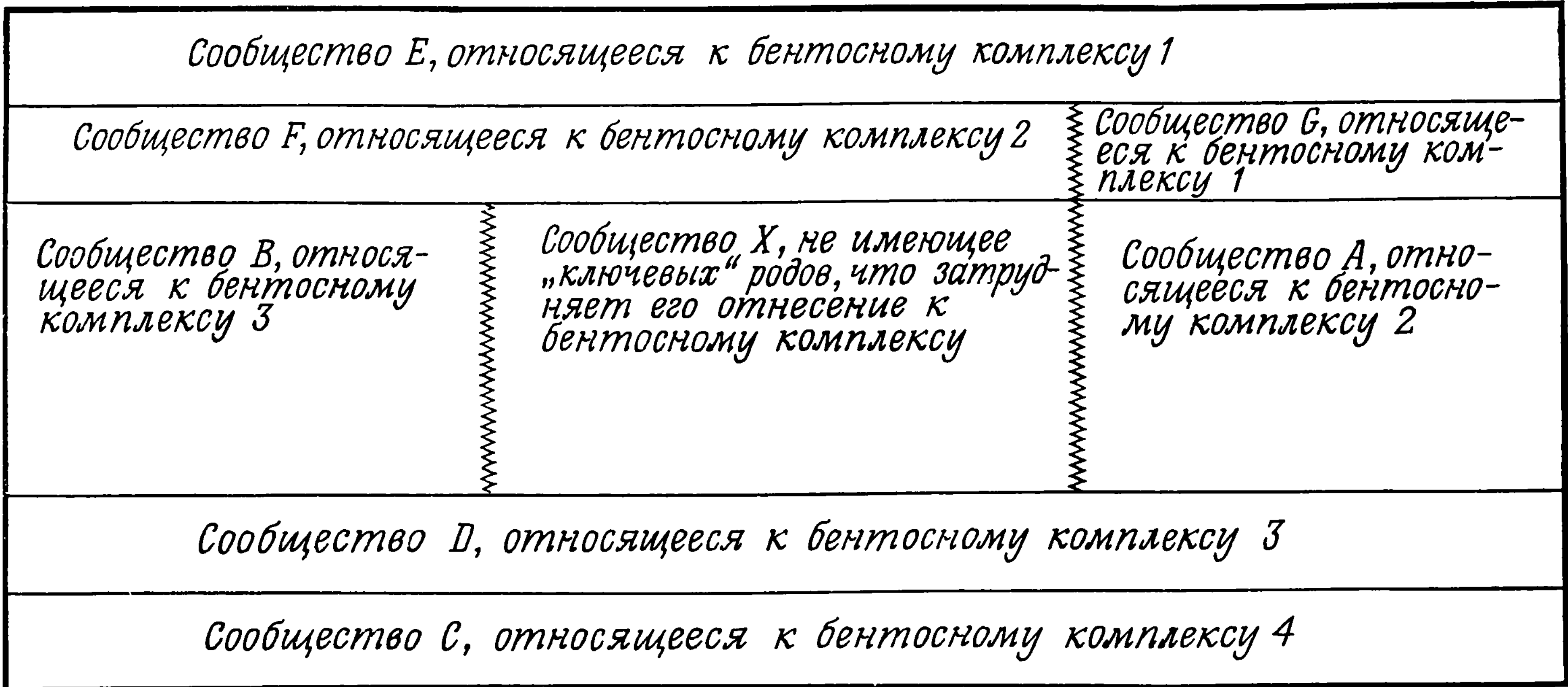


РИС. 12. Схема, иллюстрирующая, каким образом сообщество *X*, в котором отсутствуют «ключевые» таксоны, позволяющие отнести его к бентосному комплексу, может быть включено в бентосный комплекс благодаря сравнению с соседними сообществами, чье положение в бентосном комплексе было определено ранее.

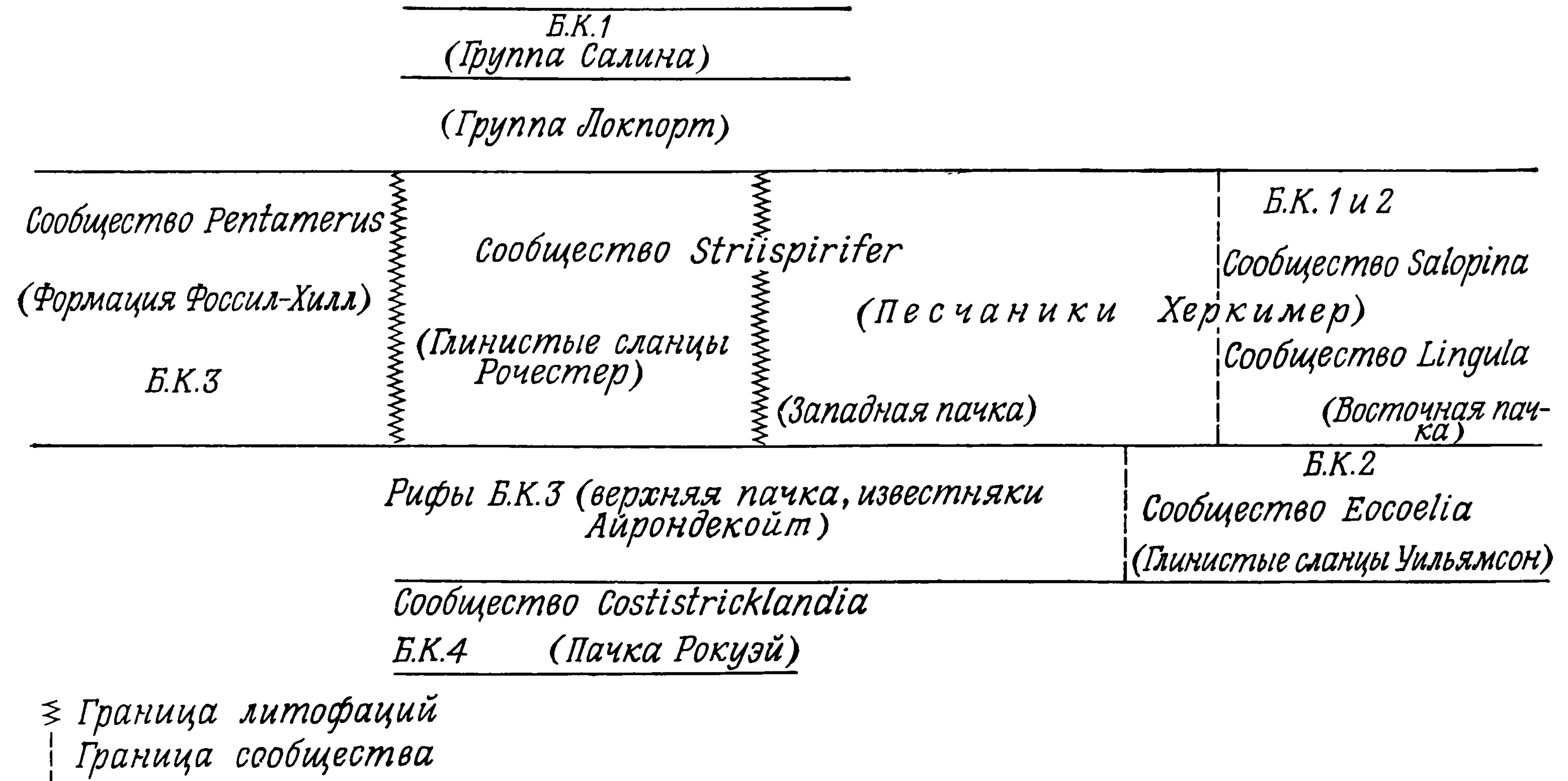


РИС. 13. Связи сообщества *Striispirifer*, на основании которых мы делаем вывод о принадлежности его к бентосному комплексу 3.

На основе этих данных можно сделать и другие выводы, но дополнительная информация из других регионов подтверждает наше заключение.

ландид (*Costistricklandia*) бентосного комплекса 4, а в верхней части — рифообразные тела, которые предположительно относят к бентосному комплексу 3 (считается, что все рифообразные тела силура занимают это положение, см., например, рис. 4). Сланцы Рочестер перекрыты группой Локпорт (не содержащей каких-либо «ключевых» родов), которая в свою очередь перекрыта группой Салина с фауной бентосного комплекса 1. На основании этих данных мы включаем сообщество *Striispirifer* в бентосный комплекс 3, несмотря на то что в нем отсутствует «ключевой» род *Pentamerus*. Отсутствие широко распространенного рода *Salopina* сообщества *Salopina*, принадлежащего к бентосному комплексу 2, в сланцах Рочестер и в западной части песчаника Херкимер — еще один аргумент в пользу того, чтобы отнести сообщество *Striispirifer* к бентосному комплексу 3. Отсутствие *Dicaelosia*, обычной для таксономически разнообразных глубоководных сообществ,— веское основание для того, чтобы исключить сообщество *Striispirifer* из бен-

тосного комплекса 4. Подобным же образом к бентосным комплексам можно отнести другие сообщества, в которых отсутствуют «ключевые» роды Циглера [270].

Использование «редких», «общих» и слабо изученных таксонов для характеристики сообществ и биогеографических единиц

При попытках дать характеристику экологических единиц сообществ и биогеографических единиц (царств, областей, провинций, подпровинций) ученые в принципе должны использовать как можно больше известных биот. Однако существует ряд проблем, для решения которых применение биот является бесполезным, а иногда и просто вредным. Почти в каждой ископаемой биоте присутствуют слабо изученные группы. Каждый согласится с тем, что все группы плохо изучены, но что одни из них изучены намного хуже, чем другие. «Хорошо изученные» группы изучены хорошо лишь по отношению к плохо изученным. Палеонтологические данные весьма скудны и даже обманчивы из-за особенностей сохранности и коллекционирования, и весьма трудно допустить, что мы действительно полностью понимаем путь органической эволюции любой группы. Однако мы действительно имеем образцы, которые можно использовать для разумных заключений, если попытаться понять ограничения, налагаемые природой образцов. Поэтому будет вполне логично, если мы в наших экологических и биогеографических исследованиях будем опираться прежде всего на наиболее известные таксоны. Сравнительно плохо изученные широко распространенные группы всегда будут затушевывать различия между единицами и создавать видимость их единства там, где в действительности (при более детальном таксономическом исследовании) они различны. Иначе говоря, мы имеем достаточное основание для того, чтобы опустить из рассмотрения группы, плохо изученные с точки зрения таксономии. Например, наши представления о таксономии широко распространенных лингулоидных и орбикулоидных брахиопод весьма смутны. Поэтому любая экологическая или биогеографическая единица, зависящая от различий или сходства между лингулоидными или орбикулоидными брахиоподами, допускает гораздо бóльшую степень сходства, чем может быть в действительности, хотя до тех пор, пока эти окаменелости не будут изучены, нельзя быть достаточно уверенным в результатах. Для этих целей можно с бóльшим успехом использовать сравнительно хорошо изученную группу, например ренселеринидных брахиопод. Автоматического способа определения, какие группы хорошо известны, а какие плохо, не существует. Важно, чтобы компетентный специалист лично ознакомился с таксономией каждой группы, развивавшейся в течение какого-то периода времени, если мы хотим получить заключения, имеющие какую-то ценность.

Ясно также, что «общие» таксоны (желательно в региональном или глобальном масштабе) дают более надежную информацию для определения этих единиц, чем «редкие» таксоны. Например, живетская брахиопода *Enantiosphen* известна лишь в нескольких местах в Европе, тогда как одновозрастный родственный ей род *Stringocephalus* и тесно связанные с ним таксоны распространены на земном шаре почти повсеместно. Оба таксона встречаются в обстановках, чаще всего интерпретируемых как обстановки подвижных вод в бентосном комплексе 3. Имея такую информацию, можно сделать вывод либо об относительно широком, почти глобальном распространении сообщества *Stringocephalus*, либо о существовании биогеографической единицы, намечаемой в общих чертах несколькими известными местонахождениями *Enantiosphen*. Открытие Джонсоном в 1974 г. в Новом Свете формы *Enantiosphenella*, близкородственной *Enantiosphen*, показывает, как опасно чрезмерно полагаться на известную картину распределения редких так-

сонов в противоположность картине распространенных таксонов. Решиться использовать общие таксоны легко, если исследователю известно, что они широко распространены и что они действительно были найдены во многих местах в пределах ряда областей. Принять решение об использовании редко встречающихся таксонов гораздо труднее. Сначала необходимо установить, являются ли эти таксоны редкими повсеместно или только в одном районе. Таксон, представленный одним экземпляром, найденным лишь в единственном месте, естественно, не будет иметь большого значения при определении биогеографических единиц, но таксон, найденный лишь в одной области, но во многих местах — совсем другое дело. Употреблять ли такие редкие таксоны или нет, в конце концов должен решать сам исследователь, опираясь на накопленный опыт, но при этом он должен отдавать себе отчет, что, пользуясь редкими таксонами, он будет иногда получать неправильные результаты.

Хорошей иллюстрацией этой проблемы служат таксоны, обитающие на рифах и связанные с рифами. Они занимают сравнительно небольшие площади. Рифы всегда были удобным местом для быстро эволюционирующих высокоэндемичных таксонов, которые в этом смысле контрастируют с более широко распространенными современными им донными таксонами. Следовательно, мы сталкиваемся с примерами высокого провинциализма рифовых организмов, который не отражался на организмах, живущих рядом на дне. Подобную ситуацию следует учитывать при установлении биогеографических единиц.

Все эти замечания указывают на то, что экологические и биогеографические единицы являются статистическими понятиями,— вывод, который мы сделали при несколько субъективном рассмотрении имеющейся информации. Статистическим анализом можно пользоваться, имея более надежную информацию, но решать, пользоваться ли определенной категорией данных или нет, в конечном счете должен сам исследователь. Такое «решение» может показаться весьма субъективным, но опыт показал, что, несмотря на трудность количественной оценки понятия «опыт» с точки зрения статистики, абсурдно также отказываться от использования выводов, полученных нестатистическими методами. Опыт использования таксономии при определении видов, приобретенный за последние двести лет, снова и снова показывает, что «субъективное» восприятие «старомодных» сторонников таксономии, когда дело касается распознавания видов, успешно конкурирует с современными статистическими методами, распространившимися за последние 25 лет. Привлекательность современных и математических методов, несмотря на их способность преобразовывать полученные данные в числовые характеристики, не должна принижать методы, зарекомендовавшие себя с самой лучшей стороны. Окончательная проверка и утверждение любой экологической или биогеографической единицы осуществляется на основе опыта и знаний исследующего ее ученого.

Классификация сообществ донных организмов

Как указывалось ранее [38], сообщество в нашем понимании — это особое скопление организмов, приспособившихся к определенным условиям окружающей среды, независимо от их положения во времени и пространстве. Именно так понимают сообщество многие палеонтологи и биологи, но ископаемое сообщество определить гораздо труднее из-за неполной сохранности органических остатков. В практических целях палеонтолог определяет сообщество с помощью «повторяющейся ассоциации таксонов, т. е. постоянства ассоциирующихся таксонов», встречающихся в коллекциях ископаемых [235].

Рассмотрение сообществ животных и растений, как живущих ныне, так и вымерших, порождает ряд сложных философских проблем. Определение

и распознавание сообществ животных и растений тоже тесным образом связано с этими философскими проблемами.

1. Любой таксон может существовать в каком-то определенном диапазоне окружающих условий. А если этот диапазон — функция более чем одной переменной, то весьма возможно, что этот диапазон для любой переменной будет частично зависеть от других переменных, если эти переменные изменяются неодинаково.

2. Из этой первой предпосылки следует вторая, а именно: любой таксон может существовать в пределах площади, охватывающей диапазон условий окружающей среды, благоприятный для существования таксона.

3. Разные таксоны будут иметь либо одинаковый диапазон условий окружающей среды, либо абсолютно различные, либо перекрывающие друг друга.

4. Таксоны должны представлять собой полный ряд от таксонов, существование которых зависит лишь от физических условий среды, до таксонов, в высшей степени зависящих также от сосуществующих с ними таксонов.

Определив эти четыре пункта, мы можем теперь рассмотреть смысл термина «сообщество». Сообщество можно определить как повторяющуюся ассоциацию таксонов. Для тех таксонов, которые не зависят от присутствия или отсутствия других таксонов, повторяющаяся ассоциация означает просто присутствие форм с общими требованиями к окружающей среде, характеризующей площадь их распространения. Иначе говоря, повторяющаяся ассоциация указывает на наличие особого ряда физических факторов окружающей среды, которые отразились на организмах. Менее взаимосвязанные таксоны, попадающие под такое определение сообщества, указывают на более узкие физические условия, связанные с разными физическими требованиями, предъявляемыми отдельными таксонами. В таком сообществе существование одного таксона не зависит от присутствия другого таксона. Весьма отличным является пример сообщества, в котором присутствие одного организма влияет на развитие другого или в котором наличие обратной связи делает возможным присутствие более чем одного таксона. Должны существовать градации биологической зависимости в сообществах.

Простое и логичное толкование разнообразия сообществ, данное Уиттейкером [263], предполагает взаимозависимость организмов. Если организмы, встречающиеся на одной и той же площади, не полностью зависят друг от друга, то ученый должен обратиться к гораздо более сложным и менее точным моделям разнообразия. Палеонтолог может надеяться получить некоторые представления о зависимости или независимости таксонов, только накопив огромный объем информации об ассоциациях и обилии разных таксонов из как можно большего числа площадей и регионов. Окончательные выводы, если они основаны на достаточных данных, могут оказаться убедительными.

Все изложенное выше представляет собой фон, на котором мы сможем рассмотреть практический вопрос становления древних сообществ. В частности, вправе ли мы рассматривать лишь выбранные нами таксоны или, чтобы концепция «сообществ» принесла какую-то пользу, нам следует рассматривать всю флору и фауну? В принципе таксоны, зависящие только от физических условий среды, можно рассматривать индивидуально. Если мы не примем к сведению совместно встречающиеся таксоны, то в данном случае мы получим только менее качественную информацию о диапазоне окружающей среды. Если же мы не учтем членов зависимых или независимых сообществ, то проблема будет более серьезной. Такое упущение помешает нам точно уяснить себе значение потенциальной зависимости и независимости.

Однако на практике палеонтолог исходит из того, что сообщества суть повторяющиеся ассоциации таксонов. Вначале никто не может определить, имеют ли члены этих повторяющихся ассоциаций какую-либо зависимость

друг от друга. Только после того, как исследователь поймет подлинные отправления и требования отдельного таксона, он сможет решить, можно ли отнести его к зависимым. Например, ассоциация силурийских граптолитов и брахиопод, включающая *Climacograptus* и *Eocoelia*, известна во многих местах вместе с *Monograptus priodon*. Эту ассоциацию можно рассматривать как сообщество. Но так как граптолоидные граптолиты относятся к планктону, граптолиты следует убрать из этой ассоциации и рассматривать их как отдельное планктонное сообщество, не связанное с присутствием или отсутствием *Eocoelia* — бентической формы. Это очевидный случай, когда мы можем дать быстрый ответ. Ассоциация птериготидных — карциносомидных эврриптерид с большим разнообразием бентоса (бентос, который не встречается друг с другом) может указывать на гораздо большую приспособленность к этим условиям эвриптерид, чем бентоса; однако ответ на этот вопрос мы сможем получить только в том случае, если будем знать, что эвриптериды относятся к подвижному бентосу или к нектонным хищникам, не зависящим от тех факторов, которые регулируют распределение бентоса, ограниченного небольшими участками морского дна. Это тоже ясный случай. Обычно ситуация для большей части бентоса гораздо более сложная, так как мы имеем значительно меньше сведений о поведении изучаемых организмов. Например, должны ли мы рассматривать ассоциации брахиопод, гастропод и мшанок как членов одного сообщества, зависящего от одинаковых условий окружающей среды, либо как отдельные сообщества, абсолютно независимые друг от друга? Если мы будем рассматривать их вместе, то это поможет нам выделить ряд физических подразделений окружающей среды, который они могут представлять, если они не зависят друг от друга. Постоянная совместная встречаемость таксонов указывает либо на отношения неизменной зависимости, либо взаимозависимости, либо на постоянную ассоциацию одинакового диапазона факторов окружающей среды. Чтобы лучше понять обстановку какого-то одного отрезка времени, а также изменение приспособляемости организмов к ней, в любом случае весьма желательно рассматривать встречаемость по возможности большего количества таксонов. Но необходимо уяснить себе, что совместная встречаемость таксонов не обязательно указывает на их зависимость от какого-то общего фактора или друг от друга. Для того чтобы доказать отношения зависимости, необходимо знать не только картину распределения организмов, но и как организмы функционируют. Поэтому, если мы воссоздаем структуру сообщества на основе повторяющейся ассоциации таксонов (что мы и должны делать), то мы должны понимать, что вводим статистические понятия, а не обязательно функциональные биологические понятия [6].

Бентические таксоны с не перекрывающими друг друга ареалами обычно не могут рассматриваться как имеющие отношения зависимости или взаимозависимости. Бентические таксоны, имеющие сильно перекрывающие друг друга ареалы, могут иметь, а могут и не иметь подобные зависимости [7]. Встречающиеся одновременно фильтраторы и другие сестонофаги, очевидно, сосуществуют потому, что добывают пищу разным способом, так как нет оснований полагать, что их способы поглощения пищи были бы одинаковы в течение долгого времени, если бы они боролись за одни и те же элементы пищи, в тех же количествах и в одно и то же время. Остается невыясненным, влияет ли, хотя бы частично, на плотность популяций совместное присутствие фильтраторов и других сестонофагов, если прикрепление сосуществующих таксонов произошло в одно и то же время. Если имеет место обилие пищи в виде взвешенных частиц, то эти сестонофаги и фильтраторы могут зависеть не от наличия пищи, а от каких-то других факторов, не связанных с пищей. Даже тогда, когда ограничивающим фактором является пища, нельзя с уверенностью сказать, что один из двух или нескольких конкурирующих видов станет полновластным хозяином этой площади [10]. Однако вполне

3—0214

возможно, что сестонофаги с теми же самыми требованиями к пище, могут занимать данную площадь, потому что они первыми поселились здесь после предшествовавшего размыва и существовали на этой площади до тех пор, пока последующий размыв не дал первой группе еще одну возможность для поселения и прикрепления в этом месте. В ископаемой летописи можно наблюдать такой случай чередования таксонов в виде их совместной встречаемости. Взаимоотношения хищников и их жертв разгадать еще труднее, потому что популяция хищников всегда меньше.

Незначительные чередования «ключевых» факторов окружающей среды в одном местонахождении за короткие промежутки времени могут привести к выделению ассоциации таксонов явно искусственной из-за характера полевых сборов или из-за сохранности фауны (более позднее смешение организмов дезориентирует палеонтолога, так как нарушает первоначальную изолированность таксонов в течение их жизни).

Что же такое повторяющаяся ассоциация таксонов, которую мы рассматриваем как сообщество? Прежде всего следует отметить, что она включает по меньшей мере одно сообщество и может содержать более одного, но желательно не более максимального числа имеющихся таксонов.

Далее рассмотрим значение относительной численности каждого таксона в повторяющейся ассоциации таксонов. Если их численности широко и неравномерно варьируют, то возможность зависимости и взаимозависимости гораздо меньше, чем в случае, если они встречаются постоянно в одинаковых пропорциях при одинаковой плотности популяции. Однако совместная встречаемость таксонов одинаковой численности и с одинаковой плотностью популяций еще не является гарантией зависимости и взаимозависимости, хотя это в большей мере предполагает временное сосуществование их в одинаковых условиях среды. Установление факта, что ассоциация таксонов сохранила прижизненное положение, не нарушенное никакими последующими биологическими или физическими воздействиями, является единственным доказательством их совместной встречаемости при жизни. Такие комплексы, сохраняющие прижизненное положение, необычайно редки. Однако совместная встречаемость сочлененных раковин двустворчатых при соответствующей структуре популяции может рассматриваться как приближение к прижизненному положению.

Исследование как живущих в настоящее время, так и вымерших сообществ показывает, что во многих случаях на соседствующих площадях большей частью происходит постепенное изменение количества таксонов [41, 39, 266, 101]. Постепенное изменение количества таксонов, обычное для соседствующих сообществ, а также присутствие или полное отсутствие в них других таксонов не противоречит теории сообществ. В определенном смысле сообщества являются статистическими понятиями. В некоторых случаях между двумя «полюсами» сообщества могут иметь место постепенные изменения таксономического разнообразия как по числу таксонов, так и по их обилию. Существует, конечно, множество соседствующих сообществ, которые не имеют между собой ничего или почти ничего общего с точки зрения таксономии из-за очень резких изменений окружающей среды, но наличие в других случаях очень незначительных постепенных изменений гарантирует, что полярные таксономические группировки будут связаны между собой постепенными изменениями таксономического состава и обилия, отражающими изменения окружающей среды (рис. 11А).

В гл. 6, часть II, отмечено, что особое внимание уделено здесь донным сообществам, в которых преобладают брахиоподы, а не сообществам кораллов — строматопороидей (отмечено также то, что мы не рассматриваем сообщества рифов).

На рис. 3—10 приведена классификация многих сообществ донных организмов, обитавших в силуре и девоне. На этих рисунках границы условий

обитания в малоподвижных и подвижных водах [8] для одного и того же бентосного комплекса обозначены как точно эквивалентные, хотя вполне возможно, что по мере поступления информации будет обнаружено, что, несмотря на приблизительную эквивалентность, точно эквивалентных границ окажется совсем мало.

Биологическая значимость разделения организмов на обитателей подвижных и малоподвижных вод (рис. 3—10) остается неясной. Несмотря на обнаруженную зависимость сообществ от типа осадков (см. примечание), вряд ли подвижные или малоподвижные воды сами по себе являлись регулирующими факторами (разве что таким решающим фактором была зернистость осадков). Более вероятно, что в тех случаях, где зернистость донных осадков не является решающей, основными регуляторами наличия или отсутствия выделенных сообществ являются какие-то другие факторы, присущие условиям подвижных и малоподвижных вод. К ним вполне могут относиться наличие или отсутствие пищи, наличие кислорода, продуктов обмена веществ, различных растворенных питательных веществ, микро- и макроприливов и отливов и т. д. Одна копри отсутствии какой-либо возможности оценить эти, вероятно более важные, параметры автор вынужден в настоящее время классифицировать организмы на обитателей подвижных и малоподвижных вод. Существует достаточно сообществ подвижных вод в таких условиях, в которых вмещающий осадок, степень сочленения створок и сортировка раковин указывают на то, что это были обитатели малоподвижных вод. Это дает основание предположить, что основные регуляторы главным образом действуют только в условиях подвижных вод и очень редко — в малоподвижных водах. Чтобы окончательно выяснить этот вопрос, следует сказать, что экземпляры сообществ подвижных вод *Stricklandia*, *Pentamerus* и *Kirkidium* действительно встречаются, хотя и не часто, в виде сочлененных раковин в прижизненном положении в тонкозернистых осадках.

Нами была сделана попытка выявить различия между сообществами инфауны пелеципод и сообществами эпифауны в бентосном комплексе 1. В результате возник вопрос, следует ли рассматривать эпифауну и инфауну в определенном месте как части одного сообщества или как два различных сообщества. С. Калеф [письменное сообщение, 1972] говорит о найденной им сукцессии сообщества инфаунных пелеципод в Арисейге, Новая Шотландия (формация Мак-Адам-Брук лудловского возраста), которые ассоциировались с сообществом брахиопод *Salopina* (все они, очевидно, принадлежат к очень мелководной части бентосного комплекса 2).

Данные, полученные Калефом, дают основание, по крайней мере в некоторых случаях, считать, что факторы окружающей среды, регулирующие распростране ниезарывающихся двустворок, отличаются от факторов, влияющих на эпифауну. Кроме того, мы не знаем, совпадают ли географические границы различных сообществ зарывающихся двустворок с географическими границами ассоциирующихся с ними сообществ незарывающихся брахиопод. Логично предположить, что в некоторых случаях сообщества инфауны будут иметь иные географические границы, чем сообщества эпифауны. Результаты исследования Бейдером (1954) тесной связи между природой органических составляющих некоторых морских осадков и двустворками ясно показывают: в случае зарывания могут действовать отдельные регуляторы, которые отсутствуют на поверхности раздела осадок — вода, т. е. это значит, что иногда необходимо рассматривать таксоны инфауны как подлежащие влияниям факторов, иначе распределенных по площади, нежели факторы, влияющие на таксоны эпифауны, обитающие непосредственно выше. Вероятно, в таких случаях пока лучше всего так и оставить ассоциации эпифауны и инфауны раздельными.

Дополнительным осложнением является наличие более чем одного прижизненного сообщества, расположенного над каким-либо сообществом повер-

тикали. Мы уже отмечали ранее, что в некоторых случаях сообщества зарывающихся организмов могут перекрываться обитавшими одновременно с ними сообществами незарывающихся организмов. Очевидно также, что различные сообщества планктона и нектона могут самым сложным образом перекрывать сообщества эпифауны и инфауны (нектонное сообщество птериготид — карциносомид, ассоциирующиеся со многими сообществами незарывающихся организмов, рассматривается в нашей работе как сообщество хищников высшего трофического уровня, которые встречаются совместно с разными бентическими формами эпифауны).

Однако далеко не ясна возможность существования разнообразных бентических сообществ эпифауны на разном расстоянии от дна, а также непосредственно на дне. Нет сомнения, что могли существовать сообщества, обитавшие на морских водорослях [9] и отличавшиеся от сообществ, живших на дне. Но посмертно все они могли оказаться «спрессованными» в одну ассоциацию, которую палеонтолог относит к единому сообществу. Например, разные контролируемые глубинами виды усоногих рачков или моллюсков могли обитать на камнях на значительном расстоянии друг от друга и все-таки оказаться после гибели вместе в донном осадке. Такие «приподнятые» над дном сообщества бентической эпифауны вполне могли перекрывать бентическую эпифауну, обитавшую непосредственно на поверхности осадка, что еще более усложняет и без того сложные ассоциации таксонов. Следует также подчеркнуть, что сообщества эпифауны, рассматриваемые в этой книге, мы ограничиваем почти исключительно брахиоподами, составляющими бо́льшую часть фауны. Совсем мало внимания уделяется другим таксонам, в частности донным сообществам кораллов и строматопороидей; исключением являются лишь некоторые крупные подразделения. При такой ситуации вполне вероятно, что внимательное изучение менее многочисленных небрахиоподовых таксонов в сообществах, в которых преобладают брахиоподы, выявит значительное перекрывание таксонов небрахиопод от сообщества к сообществу, точно так, как это происходит у некоторых таксонов брахиопод.

Еще важнее, что некоторые таксоны небрахиопод распределяются так, что дают основание предположить их принадлежность к отдельным сообществам, которые зависят от различных сочетаний факторов окружающей среды. Это заставляет нас рассматривать порознь накладывающиеся друг на друга сообщества.

Мы не пытались обстоятельно рассматривать роль донных осадков. Имеющаяся информация показывает отсутствие зависимости между минералогией вмещающей породы и находящимися в ней таксонами брахиопод. Брахиоподы, очевидно, не обладают способностью распознавать виды минералов. Подобное заключение о минералогии основано на исследовании образцов из многих тысяч мест, рассортированных по родам (было замечено, что кварцевые песчаники или алевролиты, известняки разной зернистости, граувакки, аргиллиты, даже светлые и темные вулканические породы, а также кремнистые сланцы и доломиты — два последних, однако, могут быть вторичного происхождения — и глинистые породы разного состава в разных местах ассоциируются с организмами одного и того же рода). Причем маловероятно, чтобы разный минералогический состав, ассоциирующийся с одним и тем же таксоном, можно было бы во всех случаях объяснять транспортировкой, хотя вполне нормально, что в каком-то небольшом районе определенный таксон привязан к определенной минералогии (потому что в небольшом районе существует гораздо большая возможность корреляции минералогии с другими физическими факторами, которые также более основательно связаны с распространением таксона, но отнюдь не ясны палеонтологу). Вполне вероятно, что подобного рода детальные петрографические и седиментологические исследования могли бы выявить сильную зависимость таксонов от зернистости, сортировки и структуры осадков. Иначе говоря, те петро-

графические характеристики осадка, которые связаны с окружающей средой, могут оказать большую помощь при попытке понять некоторые причины присутствия или отсутствия определенных сообществ в определенном местонахождении [10]. Сообщества инфауны отдельно не выделялись, за исключением бентосного комплекса 1. (Ясно, что в комплексе 1 большинство двустворчатых и лингулоидных составляют сообщества инфауны, как показано на рис. 3—5, над которыми обитают отдельные сообщества эпифауны замковых брахиопод, в основном ринхонеллиды, а также гастроподы и некоторые другие таксоны двустворчатых моллюсков.)

Следует подчеркнуть, что многие сообщества на рис. 3—10, а также сообщества, рассмотренные в гл. 6, часть II, могут содержать более мелкие подразделения, каждое из которых характеризуется специфической фауной. Сейчас вполне уместно рассматривать эти небольшие фаунистические единицы в качестве подразделений сообществ, хотя будущие исследования, возможно, докажут, что они гораздо ближе стоят к сообществам в понимании экологов. Если это случится, то возникнет необходимость ввести промежуточную категорию между бентосным комплексом и сообществом («мегасообщество») для единиц, здесь называемых сообществами. Весьма важно, чтобы в дискуссиях ученые пользовались единой терминологией. Автор старался добиться этого, однако он понимает, что в некоторых случаях (например, Чешский комплекс сообществ крупнее, чем большинство других сообществ, упомянутых здесь) эти единицы весьма различны по размеру. Некоторые из этих небольших единиц, возможно, тесно связаны с размерностью зерен осадка (песок, ил или еще более тонкие осадки).

Распределение бентических беспозвоночных в бентосные комплексы (близость береговой линии, глубина или температура на разных глубинах и т. д.; диапазон распространения различных таксонов, многие из которых присутствуют более чем в одном таком комплексе) производится с помощью составления таблицы на основе данных максимально возможного количества коллекций. В связи с этим неизбежно возникает ряд проблем. Проблема, касающаяся коллекций, собранных с крутых склонов (в частности, характеризующих геосинклинали и рифы), состоит в том, что трудно отличить местные раковины от переместившихся посмертно вниз по склону из одного комплекса в другой.

Совсем нетрудно установить верхний предел глубины распространения разных таксонов, так как, за исключением очень мелководных обстановок подвижных вод, отсутствуют возможности для переноса раковин вверх по склону. Наиболее надежные определения нижнего предела глубины относятся к пологим платформам, характеризующимся однородными условиями среды и значительно удаленным от рифов. В подобных исследованиях, естественно, используются и коллекции, собранные в геосинклинальных областях, но результаты определения нижних границ следует проверять по их эквивалентам на платформах. Фауна, содержащаяся в турбидитах, была явно перемещена, но частично или полностью переместились на экологически значительные расстояния многие другие геосинклинальные фауны, а также фауны трогов и бассейнов с крутыми склонами.

В силурийских и девонских отложениях были найдены хорошо сохранившиеся экземпляры морских звезд в условиях, которые говорят об их обитании либо далеко от побережья, либо в более глубоких водах по сравнению с ракушечной фауной бентосного комплекса 5. Гилл (письменное сообщение, 1972) упоминает о присутствии сообщества морских звезд в сравнительно глубоководных условиях в районе Мельбурна: «В Кинглейке, например, имеются мощные слои, слабо стратифицированные и с признаками деятельности турбидитов, над которыми обнаружено сообщество морских звезд, а затем сообщество брахиопод». Очень трудно удержаться от сравнения этого сообщества морских звезд с обильными скоплениями морских звезд, найден-

ными на большой глубине в море в настоящее время, хотя мы имеем все основания считать, что среднепалеозойские морские звезды обитали в условиях глубокого шельфа, а не в более глубокой части моря.

Роль сообществ с малым разнообразием таксонов

Сообщества с малым разнообразием таксонов, помещенные на рис. 3—10, распадаются на две группы. Первая группа почти полностью состоит из однотаксонных сообществ подвижных вод, встречающихся в основном в бентосном комплексе 3 и в небольшом количестве — в комплексах 2 и 4. Вторая группа почти полностью состоит из сообществ с одним — пятью таксонами, которые встречаются главным образом в сообществах малоподвижных вод в бентосном комплексе 2, некоторые — в комплексе 3 и немногие — на бóльшем удалении от берега. Количественное описание разнообразия в некоторых из этих сообществ дано Уоткинсом и Буко [259].

Все сообщества бентосного комплекса 1 очень однообразны. Однообразие сообществ, обитавших в подвижных водах, можно связать с особыми условиями окружающей среды. Однако большое число однообразных сообществ малоподвижных вод бентосного комплекса 2 требует особого рассмотрения главным образом в связи с тем, что во многих случаях нет никаких признаков постепенного перехода от этих малоразнообразных сообществ к очень разнообразным сообществам малоподвижных вод комплекса 3.

Ограничивающие условия мелководных обстановок литорали с широкими колебаниями температуры, солености воды и длительными атмосферными воздействиями, отразившиеся на организмах бентосного комплекса 1, вполне объясняют малое таксономическое разнообразие бентической эпифауны, живущей в этих условиях (более стабильные условия, существующие здесь для зарывающихся организмов, способствуют большему разнообразию инфауны).

Андерсон (устное сообщение, 1972) предположил, что большое количество малоразнообразных сообществ малоподвижных вод в комплексе 2 объясняется условиями среды — сильными колебаниями солености, температуры, длительной незащищенностью от действия атмосферных процессов, что имеет место вблизи побережья или в лагунах и в осадках тыловых заливов (back bay), Джексон [129] рассмотрел такие же взаимоотношения современных организмов в районе Ямайки. Андерсон (устное сообщение, 1972) предполагает, чо во многих случаях малоразнообразные сообщества подвижных вод комплекса 3, возможно, были связаны с обстановками прибрежных баров, поглощавших бóльшую часть турбулентной энергии, генерированной вблизи побережья, и что они могут указывать на более мелководные условия, чем более близкая к берегу фауна комплекса 2.

Взгляды Андерсона полностью соответствуют многочисленным палеонтологическим и стратиграфическим данным но, к сожалению, мы не имеем достаточных сведений о структуре осадков [150], которые оказались бы весьма полезными в этом случае. Следуя предположению Андерсона, на рис. 3—10 на вертикальной оси мы отразили «расстояние от береговой линии», а не «глубину», хотя обычно по мере удаления от берега глубина увеличивается. То, что обстановки подвижных вод комплексов 3 и 4 могут быть более мелководными, чем таковые комплекса 2, препятствует прямой корреляции между расстоянием от берега и глубиной. Сообщества малоподвижных вод, присутствующие в комплексе 3, в большинстве своем могут быть более глубоководными, чем сообщества подвижных вод этого комплекса. Сообщества малоподвижных вод комплекса 3 в некоторых случаях могут отражать условия глубоководных каналов, проходящих через мелководные районы подвижных вод, находящиеся на таком же расстоянии от берега. Шелдон (см. [17]) указывает, что сообщество *Pentamerus* из района Бирмингема, штат Алабама, обитало

на мелководье непосредственно за береговым валом (offshore bar), позади которого отложились лагунные осадки малоподвижных вод. Однако нет оснований для вывода о том, что сообщества подвижных вод комплекса 3 всегда жили либо на береговом валу, либо рядом. Вполне возможно, что почти однообразные сообщества малоподвижных вод бентосного комплекса 2 в большинстве случаев просто занимают несколько более глубокое положение в зоне литорали, для которой характерны гораздо более частые колебания условий и соответствующее уменьшение разнообразия таксонов, чем в прилегающем районе сублиторали. По-видимому, на этом уровне появляется бентосный комплекс 3 с входящими в него сообществами подвижных и малоподвижных вод [11].

Значение малоразнообразных сообществ малоподвижных вод, встречающихся дальше от берега, чем комплекс 2, еще не выяснено до конца. Это относится и к современным макробеспозвоночным [215]. Единственное, что мы можем сделать в настоящее время,— это ссылаться на еще не установленные ограничивающие факторы. Например, присутствие в комплексе 5 малоподвижных вод однотаксонного сообщества нотаноплид весьма загадочно, если только не объяснить это наличием неизвестных ограничивающих факторов.

Окончательным выражением условий малоподвижной воды и малого разнообразия форм является полное отсутствие раковинного бентоса за пределами распространения комплекса 6. Сейчас мы еще не можем объяснить это явление иначе, чем предположив полное отсутствие соответствующих пищевых запасов,— концепция, не кажущаяся логичной, если не допустить отсутствия планктона (дополнительное условие, не очень-то правдоподобное, судя по тому, что мы знаем о современных организмах). Однако отсутствие раковинных форм мористее комплекса 6 представляется установленным, независимо от того, логично это или нет [12].

Определение смешанных сообществ

Выделение и определение сообществ в ископаемой летописи зависит от способности выбрать ряд коллекций органических остатков, содержащих один или несколько таксонов, характеризующихся разной численностью, и отличить их от коллекций, содержащих смешения тех же самых сообществ в других пропорциях. Мы имеем дело здесь со статистическими и геологическими аргументами, причем все они направлены на то, чтобы отделить смешанные сообщества от несмешанных.

Опыт показал, что фауна, содержащая один таксон или очень небольшое число таксонов, скорее будет относиться к отдельным малоразнообразным сообществам, чем фауна, содержащая очень большое число таксонов. Однако важно помнить, что сообщества с большим таксономическим разнообразием встречаются довольно часто. Решающим здесь является то, что отдельная коллекция или небольшое число коллекций, содержащих лишь один таксон, гораздо скорее будут представлять одно сообщество, чем одна коллекция, содержащая большое число таксонов. Когда мы имеем дело с одной или несколькими таксономически весьма разнообразными коллекциями, то при отборе образцов и заключениях о смешении или отсутствии смешения следует соблюдать особую осторожность.

Процедура обработки коллекций с большим разнообразием таксонов заключается в следующем [13]:

1. Не менее 30—50 таксономически сходных коллекций наносятся на график [41], на одной оси которого отклыдываются таксоны, на другой — места их обитания.

2. График тщательно исследуется для определения процента таксонов, общих для всех коллекций.

3. График тщательно исследуется для определения процента таксонов, которые не являются общими для всех коллекций.

4. Исследуются исходные данные с целью определить, какие таксоны, не общие для всех коллекций, представляют собой средний — высокий процент тех или иных коллекций.

5. Схема перестраивается так, что выделяются таксоны, представленные средним — высоким процентом, не общие для всех коллекций.

6. Коллекции, характеризующиеся смешением взаимно исключающих таксонов среднего — высокого процента, нетипичны для всех коллекций и теперь выделяются из них.

7. Если из смешения мы смогли выделить статистически значимое число взаимно исключающих коллекций, то, значит, наступило время проверить эти данные геологическим способом.

8. Смешения таксонов наносятся на стратиграфический и географический графики, чтобы определить, встречаются ли они в стратиграфических и географических (разные местонахождения одного горизонта) положениях, промежуточных между взаимоисключающими коллекциями.

Эта процедура поможет нам определить и охарактеризовать сообщества, имеющие общие границы, где происходило смешение таксонов, если эти сообщества обитали в районе со сравнительно пологими склонами (рис. 14). Главное здесь — опять выделить отдельные различающиеся повторяющиеся ассоциации таксонов. Их распределение во времени и пространстве должно быть изображено графически.

Процедура обработки коллекций ископаемых из районов с крутыми склонами должна быть следующей:

1) Таксоны из коллекций, собранных в районах с крутыми склонами, должны быть сопоставлены с содержащими те же таксоны сообществами, выделенными в районах с пологими склонами.

2) Подобное сопоставление покажет, какие таксоны в коллекции из районов с крутыми склонами можно будет отнести к сообществам, встречающимся в другом месте в условиях пологих склонов.

3) После этой процедуры станет ясно, случайно ли коллекции из районов с крутыми склонами оказались состоящими в основном из отдельных сообществ, из сообществ, относящихся к одному и тому же комплексу, или из сообществ, относящихся к нескольким комплексам. Оказывается, что коллекции из районов мелководья с крутыми склонами смешаны меньше, чем коллекции из районов глубоких вод, что обусловлено смешением раковин во время скатывания по склону.

Ниже приведены примеры некоторых коллекций (рис. 14):

1) Малоразнообразные однотаксонные коллекции из районов с крутыми или пологими склонами: сообщества *Pentamerus* и *Kirkidium* (довольно редкие в условиях крутых склонов и частые — в районах пологих склонов).

2) Весьма разнообразные многотаксонные коллекции из районов с крутыми или пологими склонами: сообщества *Striispirifer* и *Dicaelosia — Skenidioides* (сравнительно редкие в условиях несмешения в районах с крутыми склонами и часто встречающиеся в районах с пологими склонами).

3) Умеренно разнообразные многотаксонные коллекции из районов прибрежного мелководья с крутыми или пологими склонами: сообщество *Salopina* (обычное как для районов с крутыми, так и с пологими склонами).

4) Весьма разнообразные многотаксонные коллекции из глубоководных удаленных от берега районов с крутыми или пологими склонами: смешения сообществ *Dicaelosia — Skenidioides*, *Conchidium* и *Gracianella*, подобные встречающимся в формации Робертс-Маунтинс (обычные в районах с крутыми склонами и редкие в районах с пологими склонами).

Следует отметить, что в условиях пологих склонов смешение более чем двух сообществ встречается довольно редко, поскольку существует неболь-

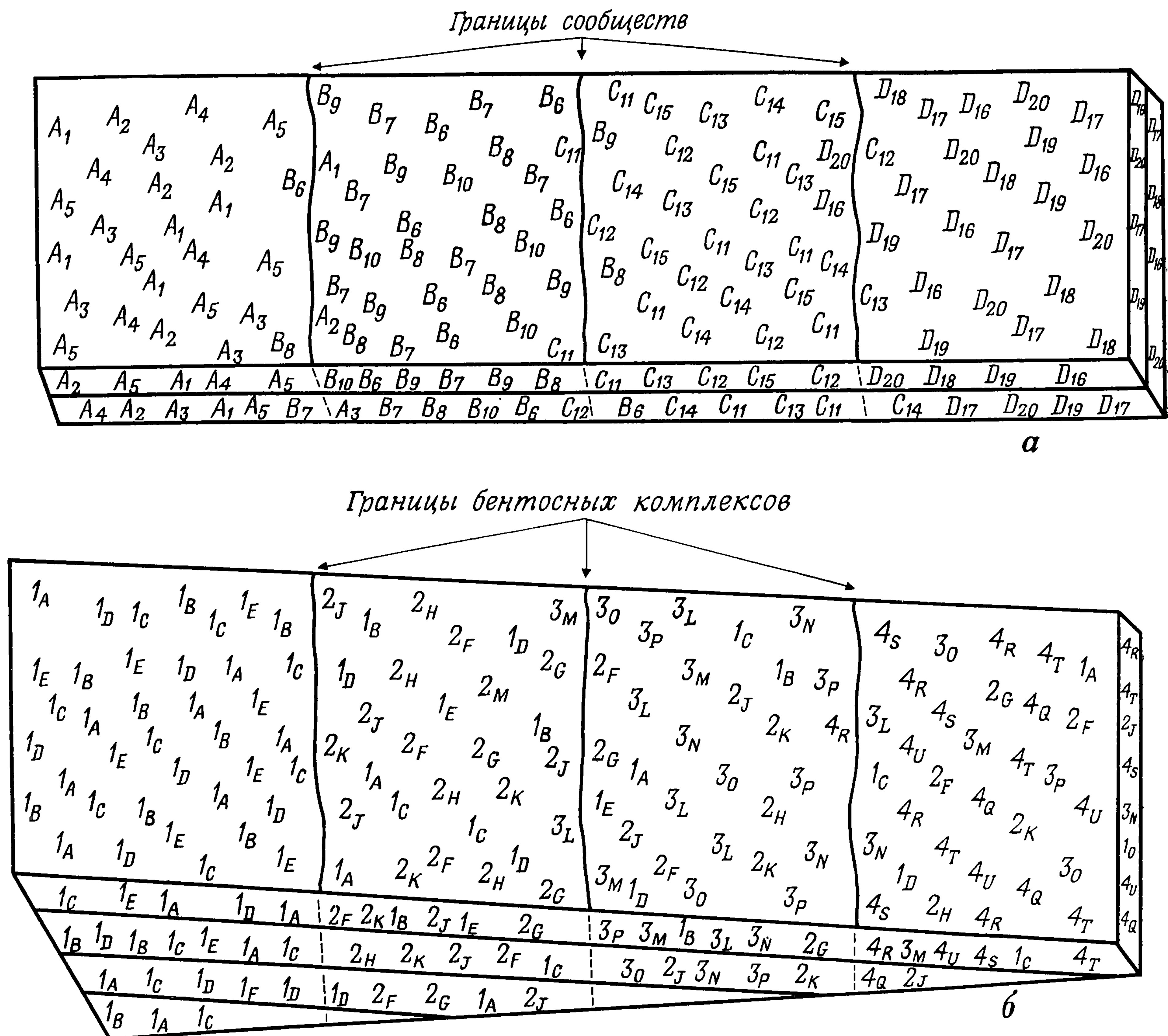


РИС. 14.

а — схематическое изображение четырех смежных сообществ пологого склона в обстановке платформенного типа. Горизонтальная протяженность — сотни километров. Обратите внимание, что смешение таксонов имеет место только вблизи границ сообществ. Все эти сообщества относятся к одному бентосному комплексу (отдельные сообщества обозначены буквами с цифровыми индексами, относящимися к индивидуальным таксонам).

б — схематическое изображение четырех смежных сообществ крутого склона в обстановке геосинклинального типа. Горизонтальная протяженность — десятки километров (ср. с сотнями километров на рис. 14, *а*). Обратите внимание, что смешение таксонов нарастает вниз по склону, а не вблизи границ сообществ. Каждое из этих сообществ относится к отдельному бентосному комплексу вследствие крутых склонов (отдельные сообщества обозначены цифрами с буквенными индексами, относящимися к отдельным таксонам).

шая вероятность общих границ между более чем двумя сообществами, в то время как в районах с крутыми склонами смешение более чем двух сообществ намного вероятнее благодаря скатыванию со склонов и последующему смешению.

И наконец, нам удалось доказать, что коллекции из районов с крутыми склонами (геосинклинальные и рифовые обстановки) более склонны к смешению благодаря первоначальной неоднородности и разбросанности многих сообществ в пределах небольшой площади. Такая первоначальная неоднородность просто является результатом того, что крутые склоны характеризуются большим разнообразием условий на небольших расстояниях (к тому же рифы создают возможности для биологически обусловленных обстановок) в отличие от пологих платформ с более однообразными условиями.

Анализ геосинклинальных фаун из районов с крутыми склонами не дает оснований предполагать, что они отражают условия, отличные от тех, которые существуют на платформах, но он говорит о существовании гораздо более мелких, беспорядочно разбросанных участков с похожими условиями

окружающей среды, которые дают большие возможности для смешения вдоль границ сообществ, имеющих гораздо большую протяженность, а также перемещения вниз по склону (условие, отсутствующее на платформах).

Перенос и смешение раковин

Изучение макроископаемых остатков морских беспозвоночных с целью получения сведений о древних сообществах животных в большой степени зависит от нашей способности распознать, происходило ли перемещение раковин из мест их первоначального роста, а также перемешивание таксонов из разных сообществ. Лишь в очень редких случаях остатки раннепалеозойских морских беспозвоночных располагаются таким образом (например, в прижизненном положении), что при простом рассмотрении можно определить, что в образце содержатся особи, принадлежащие к одному сообществу in situ. Как правило, нам приходится рассматривать коллекции раковин, в которых превалируют двустворчатые с разобщенными створками, с обломавшимися во время перемещения краями раковин и т. д. Однако, как указывали Буко и др. [47], отсутствие раковин, находящихся в прижизненном положении, не обязательно означает, что раковины переместились по горизонтали на значительное расстояние от мест, где происходил их рост.

Изучение переноса раковин в современных условиях [171, 160, 87, 14, 254] показывает, что в прибрежных районах раковины редко перемещаются более чем на несколько сотен метров.

Экдейл [92] рассказывает об интересном эксперименте, который состоял в сравнении мертвых скоплений с живыми раковинами в районе восточного побережья Юкатана. В результате этого эксперимента было установлено, что в мелководных обстановках сублиторали перемещение раковин после их гибели не является очень важным фактором. Шоу, исследования которого будут рассмотрены ниже, пришел к такому же выводу. Однако под влиянием мутьевых потоков происходит перемещение раковин вниз по склонам на большие расстояния от мест их роста. В фанерозойской летописи имеются многочисленные примеры такого переноса (например, присутствие хорошо отсортированных раковин, представленных отдельными створками, а также избирательно отсортированных раковин, принадлежащих сообществам гипидулид и *Dayia* в лудлове Британского Бассейна). Подобный перенесенный вниз по склону материал легко распознаваем (множество сообществ в одной коллекции) благодаря экологическим смесям, которые они включают, и ассоциации с осадочными структурами, характерными для турбидитов (ритмичные слои, следы на дне, граувакки и т. д.).

Гораздо больше вопросов вызывают «смешения», встречающиеся в осадках пологих склонов, не имеющих отношения к турбидитам. Вполне возможно, как указывал Шоу, что большинство таких «смесей» является следствием изменения условий во времени в одном месте (при очень малом количестве небиогенных осадков) или относятся к районам, расположенным вблизи границ сообществ (где перемещение на несколько метров и даже меньше оказывается вполне достаточным, чтобы объяснить подобное смешение). Изучение положения таких «смесей» в стратиграфических разрезах во времени и для отдельных горизонтов в пространстве обычно полностью объясняет их пограничную природу (в работе Буко и Хита [41] приведен характерный пример). Существуют простые статистические методы [47] изучения распределения по размерам, отношения противоположных разъединенных створок, процента сочлененных створок и т. д., которые в большой степени помогают определить вероятность переноса раковин из места, где они развивались, а также возможность смешения раковин, принесенных из разных мест в процессе осадконакопления.

Вопрос о переносе раковин и их смешении в районах с пологим дном (на платформах) изучен совсем слабо. Присутствие многочисленных явно одновозрастных фаун и их хорошая сохранность дают основание предполагать, что перенос на многие десятки километров мало вероятен. Шоу (письменное сообщение, 1972 г.), исследовавший пологие склоны в районе Флориды, пишет:«... Мы обнаружили, что даже такие страшные ураганы, как Донна, достаточно сильные, чтобы перерезать пополам барьерный остров, не могут вызвать значительное смешение раковин на дне моря. Перенос раковин на расстояние более нескольких метров здесь, по-видимому, не наблюдается. Это можно легко проверить в заливе с большим перепадом глубин, где раковины, перенесенные с глубины 2,7 м, можно легко отделить от раковин с глубины 1,2 м или 30 см. Целые гряды раковин, нагроможденные на наветренной стороне отмелей ураганами, принесены сюда с участков моря с пологим ровным дном, находящихся в нескольких метрах от берега. Но мы не нашли никаких признаков раковин, перенесенных ураганами со дна «озер», находящихся в полумиле. Я считаю, что подобный перенос раковин по дну мелководных эпиконтинентальных морей вполне может объяснить наличие смешанных комплексов ископаемых раковин. Еще более реальным объяснением, по-моему, являются изменения микросреды, которые с годами происходят на любой территории. Недалеко от Флориды на участках между рифами, где на дне лежат огромные массы мертвых ветвистых кораллов, среди них в настоящее время скапливаются нерифовые микрогастроподы. Смешение остатков рифовых и нерифовых организмов происходит без заметного переноса».

Данные Шоу в сочетании с обстоятельной информацией по платформенным осадкам дают основание говорить о том, что горизонтальный перенос и смешение происходили в основном не более чем на несколько сот метров даже в районах с очень крутыми склонами вблизи рифов. Предположение Шоу о том, что «смешанные» платформенные сообщества являются скорее результатом изменения среды, чем переноса, очень хорошо согласуются с этими данными.

Влияние условий низкого и высокого приливов

Гилл [106] привел случаи влияния режима высокого и низкого приливов на заливаемую приливом береговую полосу и прибрежные районы. Он подчеркивает, что режим низкого прилива концентрирует физическую активность на меньшей площади, чем высокий прилив. Режимы низкого прилива вызывают сокращение как биологических, так и физических зон; кроме того, с ними связаны незначительные приливные течения, а также соленые марши. Гилл подчеркивает, что в условиях низких приливов площадь литорали гораздо меньше и, следовательно, общее число популяций (но не плотность популяций) гораздо меньше, чем в районах высокого прилива.

Особенности режимов высоких и низких приливов следует рассматривать в связи с распределением и составом сообществ, обитающих на заливаемой приливом береговой полосе, на побережьях, как с крутыми, так и с пологими склонами. Кроме того, необходимо рассмотреть возможное влияние высоких и низких приливов на сообщества мелководных животных, обитающих на сублиторали.

Первый вывод, который можно сделать из работы Гилла, состоит в том, что сообщества литорали (вероятно, сообщества бентосных комплексов 1 и 2), захоронившиеся в условиях низких приливов, будут иметь гораздо больше признаков смешения благодаря большему количеству энергии на единицу площади, израсходованной в районе низких приливов, и меньшей пло-

щади, занимаемой фауной литорали. Чем круче склон в районе низкого прилива, тем сильнее будут выражены эти эффекты.

Например, значительно бóльшую степень смешения фауны, установленную в позднем лландовери Уэльского борделенда, по сравнению с известной в Аппалачах (север, центр и юг) объясняли влиянием крутизны склона, потому что в Англии ракушечная фауна занимала более узкую полосу, чем в Аппалачах. Действие низкого прилива, если он действительно имел место в Англии, могло также усиливать влияние крутого склона в зоне литорали.

Важно, конечно, также установить физическое воздействие более концентрированных, более продолжительных высокоэнергетических условий литорали, связанных с режимом низкого прилива. Но это не было сделано ни в Уэльском борделенде, ни в Аппалачах, хотя создается впечатление, что такие особенности, как слои галечников, обширные волноприбойные платформы, а также и отсутствие засоленных маршей более характерны для Уэльса, чем для Аппалачей.

Мы не рассматривали влияние низкого и высокого приливов на сообщества организмов, обитавших на раннепалеозойских платформах. Отсутствие широко распространенного смешения сообществ, так же как интенсивное образование подводных каньонов, дает основание предполагать, что сильные приливно-отливные течения (равно как и течения в зоне сублиторали) не оказали влияния на эти платформы. Иначе говоря, низкие приливы на платформах должны благоприятствовать относительной устойчивости границ сообществ животных и отсутствию смешения фауны в местообитаниях, расположенных в условиях сублиторали (наиболее широко распространенных в раннем палеозое), несмотря на то что они стимулируют смешение фауны в более узких приливно-отливных зонах.

В принципе меньшая площадь, занимаемая фауной литорали в условиях низких приливов (если эта фауна имеет очень широкое распространение в мире), должна способствовать более быстрой эволюции благодаря меньшей величине популяции. К сожалению, мы не можем оценить распределение условий низких приливов в нижнем палеозое в масштабе всего земного шара, хотя их потенциальным значением не следует пренебрегать при объяснении существовавших связей.

Модель Андерсона

Андерсон [6] пересмотрел все опубликованные и неопубликованные данные о сообществах морских животных в отложениях от позднего ордовика до позднего девона. При быстром развитии этой области науки одни и те же данные могут интерпретироваться по-разному, особенно если появляются дополнительные данные. Андерсон [8] указывает, что Бретски [61] выделил в позднем ордовике три сообщества и связал их с морскими осадками, отложившимися в отступающем море, тогда как Циглер [270] подразделил поздний лландовери на пять сообществ, связав их с отложением осадков в наступающем море. Андерсон [8] предположил, что пять сообществ в трансгрессивной серии осадков можно распространить на большую часть силура и гельдерберга, за которыми следовали подразделяющиеся на три сообщества орисканские и эквивалентные им отложения (подразделение орисканских эквивалентов от кремнистых сланцев Шривер до песчаников Риджли на три сообщества он объяснял регрессивной последовательностью разреза в большей части Центральных Аппалачей).

Для интерпретации известных в настоящее время данных о сообществах и бентосных комплексах в среднем палеозое Андерсон предложил две модели окружающей среды. Первая из них связана с режимом стабильных пологих склонов, или трансгрессии, когда по мере приближения к берегу мы встречаемся с действием слабой, высокой и снова слабой энергии. Вторая модель

характеризуется более крутыми естественными склонами, связанными с режимом размывания берега, когда по мере приближения к берегу слабая энергия сменяется только высокой.

Нет сомнения, что выделенные Бретски три сообщества позднего ордовика ассоциируются с регрессией, а позднелландоверийские 5 сообществ Циглера связаны с трансгрессией. Но в других районах, в том числе в Арктической Америке, на Полярном Урале, а также в Балтийском регионе, мы обнаруживаем в лудлове — пржидоле режимы отступающего моря, с которыми связаны четыре сообщества: сообщество *Lingula*; сообщество *Atrypella* или *Didymothyris*; сообщество *Conchidium*, *Kirkidium*, *Dayia*, *Dubaria* или *Gracianella*); сообщество *Gracianella*, связанное с сообществом *Dicaelosia — Skenidioides*). В позднесилурийских отложениях Уэльского борделенда присутствует трансгрессивный разрез с обитавшим в солоноватых водах сообществом Hughmilleriidae — Stylonuridae, ниже которого последовательно залегают четыре бентосных комплекса: сообщество *Lingula*; сообщество *Salopina*; сообщество *Striispirifer*, *Dayia* или *Kirkidium* сообщество *Dicaelosia — Skenidioides*).

В девонских отложениях Мальвинокаффрского царства обнаружен трансгрессивно-регрессивный разрез с симметричной последовательностью по четыре сообщества (как в трансгрессивной, так и регрессивной фазе). Таким образом, отношение между числом сообществ в трансгрессивных и регрессивных условиях для силура и девона не может равняться 1 : 1.

Отложения лландовери с ракушечными фациями на всем земном шаре действительно содержат признаки наступающего моря (о ледниково-эвстатическом контроле этого явления см. [17]). Исключение составляют признаки отступающего моря в северной Африке, где в лландовери обнаружены только бентосные комплексы 1 и 2. Однако регрессию моря в северной Африке Берри и Буко [22] считают результатом постледниковой изостазии в сочетании с режимом холодных вод Мальвинокаффра, отличающимся от режима, имевшего место в Северном силурийском царстве (рис. 25). С точки зрения автора, предположение Андерсона о том, что сообщество строматолиты — *Howellella* (в основном наше сообщество *Tentaculites*) и часть сообщества *Mutationella* являются эквивалентами бентосного комплекса 1; сомнительно, но это предположение не влияет на выводы Андерсона относительно модели из трех сообществ против пяти сообществ. Однако теперь Андерсон (устное сообщение, 1972) пришел к выводу, что особи *Howellella*, о которых идет речь, были перенесены к месту их захоронения из более удаленного от берега района. Это дает ему возможность отнести сообщество *Mutationella* I к бентосному комплексу 2, оставив сообщество строматолиты — *Howellella* (теперь считается, что оно включает перенесенную *Howellella*) в комплексе 1. Модель Андерсона также подвергается сомнению из-за почти полной таксономической прерывистости между сообществами Бретски [61], в основе которых лежат таксоны высокопровинциального позднеордовикского Северо-Американского царства, и сообществами Северного силурийского царства. Буко указывал, что фауна лландоверийских и более молодых силурийских брахиопод унаследована от ашгиллской фауны Старого Света, а не от фауны Северо-Американского царства. Поэтому позднеордовикские сообщества Бретски [61] могут перекрывать таксономически неродственные сообщества силура. У нас, например, нет уверенности в том, что самые удаленные от берега сообщества Бретски эквивалентны бентосному комплексу 5.

Большая ценность моделей Андерсона заключается в том, что они подчеркивают, что число сообществ по профилю, направленному в сторону моря, может быть разным. Преимущество этих моделей состоит также в том, что они связывают распределение сообществ бентических организмов с известными физическими свойствами осадков, т. е. с фациальными условиями осадконакопления. Можно не согласиться с выводами Андерсона в каких-то

деталях, но вообще же его попытка связать распределение сообществ животных с распределением физических свойств весьма существенна, если мы действительно хотим понять значение сообществ с точки зрения окружающей среды. Однако существуют и другие объяснения разного числа сообществ (факт, который частично предвидел сам Андерсон).

Для того чтобы проиллюстрировать это, сначала попытаемся проанализировать концепцию Циглера [270]. Существует общее мнение, что бентосный комплекс 1 (по Циглеру — сообщество *Lingula*) характеризуется присутствием *Lingula*, многочисленных двустворчатых моллюсков, а также слабо изученных ринхонеллид, хотя отсюда отнюдь не следует, что все эти таксоны встречаются вместе. Организмы комплекса 1 можно разделить на несколько сообществ, существование которых зависит от условий окружающей среды (рис. 4 является предварительной попыткой произвести такое деление для позднего лландовери — лудлова). Основная особенность бентосного комплекса 2 (сообщество *Eocoelia* по Циглеру) — обилие *Eocoelia*. В комплексе встречаются также и другие таксоны брахиопод, но на ранней стадии исследований им уделялось очень мало внимания. Известно, что некоторые из них, например *Howellella*, встречаются в более глубоких водах, в комплексе 4, а возможно, и 5, в таких положениях, когда их присутствие нельзя объяснить переносом из других мест.

Однако комплекс 2 содержит и другие таксоны (например, *Salopina*, *Protochonetes*), не распространяющиеся в глубоководные районы. В комплексе 2 можно выделить по крайней мере два сообщества или подразделения: «чистое» сообщество *Eocoelia* (например, «жемчужные слои» сланцев Содес в западной части штата Нью-Йорк) и сообщество *Salopina*, включающее многочисленные спирифера, атрипацеи, хонетиды, ринхонеллиды и строфеодонтиды (оно аналогично сообществу *Striispirifer*, но включает меньшее число таксонов). Современные данные показывают, что таксономически более разнообразные сообщества обитали в относительно спокойных водах, хотя отсутствие надежной информации не позволяет сделать какое-либо заключение о сообществе *Eocoelia*. Такой вывод совпадает с общим увеличением таксономического разнообразия по мере удаления от берега.

Так же легко можно подразделить и бентосный комплекс 3 (по Циглеру, сообщество *Pentamerus*). Входящие в этот комплекс сообщества *Pentamerus*, *Kirkidium* и гипидулинид, выделяемые Андерсоном, являлись обитателями более подвижных вод. Эти сообщества подвижных вод сильно контрастируют с таксономически более разнообразным сообществом *Striispirifer* (ограничивающий характер подвижных вод хорошо увязывается с меньшим разнообразием таксонов), а также с довольно однообразными сообществами *Atrypella*, *Dayia* и *Didymothyris* из сравнительно малоподвижных вод (на что указывает множество раковин с сочлененными створками в глинистой вмещающей породе). Еще одним представителем комплекса 3, обитавшим в подвижных водах, является сообщество тримереллоид. То же самое можно сказать о комплексе 4, в котором сообщество *Stricklandia* является представителем подвижных вод в противоположность таксономически более разнообразным сообществам из малоподвижных вод (рис. 4). В местах с сильным наклоном дна, как, например, в Уэльском бордерленде и в северных Аппалачах, также сообщества обычно смешаны в разных пропорциях, но они весьма редки в местах с пологим дном (рис. 14, *а*), за исключением пограничных районов. Сейчас у нас нет доказательств присутствия сообществ подвижных вод в комплексах 5 и 6. Вероятно, организмы из этих двух последних комплексов встречаются на слишком большой глубине, где действие подвижных вод не сказывается.

Итак, из рис. 4 и 6 видно, что осадконакопление в условиях наступающего моря в лландовери, возможно, характеризовалось развитием 5—11 или более сообществ брахиопод, а в лудлове — 5—12 и более сообществ брахиопод, сменяющих друг друга в направлении от береговой линии в сторону

моря. Для орисканского времени характерно 3—6 и более сообществ брахиопод, сменяющихся в том же направлении. Точное число фактически встречающихся сообществ будет варьировать от одного отрезка времени к другому и от одной биогеографической единицы к другой в зависимости от распределения местных факторов окружающей среды. Данные Бретски [61] указывают на неравномерное распределение сообществ в предложенных им основных подразделениях, которое, возможно, зависело от нескольких переменных (помимо глубины и близости к береговой линии).

Внимательное изучение рис. 3—10 показывает, что, когда мы рассматриваем распределение сообществ от береговой линии к более глубоким, удаленным от берега районам, то число сообществ три или пять не кажется нам необычным. В конечном счете после рассмотрения условий, связанных с каменистым дном, биостромами, рифовыми постройками и т. д., бентосный комплекс должен быть представлен как ряд сообществ и подсообществ, зависящих от различных физических и биологических факторов с внутренней обратной связью. Все эти сообщества являются статистическим выражением данных, которые можно разделить по-разному. Единственное требование состоит в том, чтобы эти подразделения соответствовали фактическим данным.

И наконец, основное возражение против выводов Андерсона касается биологического аспекта. Андерсон предполагает, что в эпохах от позднего ордовика до позднего девона как трансгрессивный, так и регрессивный режимы должны были характеризоваться своим неизменным числом сообществ. А это требует, чтобы органическая эволюция, прогрессирующая в данный отрезок времени, не влияла на устойчивость широты ниши любого таксона, существовавшего в течение промежутка времени, достаточного для изменения числа сообществ. Такое заключение едва ли вероятно. Оно также не согласуется с большинством данных по силуру и девону.

Существенным препятствием при обобщении данных о систематическом изменении окружающей среды являются сведения о том, что в некоторых стратиграфических разрезах имеются доказательства очень быстрых возвратно-поступательных изменений, которые затрудняют любые попытки обобщения, если не проведено детальнейшего послойного (сантиметр за сантиметром) исследования. Попытки сделать выводы об общих переменах окружающей среды в таких районах на основе информации, почерпнутой из старой литературы, обречены на провал. Подобные попытки могут дать очень обобщенную картину и привести к неправильному представлению о фактических взаимосвязях.

Обстановки современных континентальных шельфов и древних платформ

Попытки палеонтологов, специализирующихся по раннему палеозою, воспользоваться в целях сравнения информацией, собранной экологами, занимающимися бентической фауной, обитающей в районах современных континентальных шельфов, обречены на неудачу по многим причинам. Принцип униформизма предполагает, что примеры, взятые из современности, должны проливать свет на сходные обстановки в прошлом, но это отнюдь не означает, что все обстановки прошлого действительно аналогичны современным. Древние континентальные платформы с покрывающими их морскими отложениями, накопившимися в обширных эпиконтинентальных морях, естественно, не имеют современных двойников (сейчас имеются лишь гораздо меньшие, более ограниченные платформы). Поэтому следует быть весьма осторожным при попытке сравнивать результаты экологических исследований отложений древних платформ с выводами, полученными на современных континентальных шельфах. Например, раннепалеозойская платформа огромной протяженности, на которой обитало одно-единственное сообщество в течение не-

скольких интервалов времени, не имеет современного аналога и нуждается в совершенно иной экологической интерпретации, чем та, которая следует из современных данных. Сейчас мы не имеем примеров существования огромных участков вод крайне повышенной солености, встречающихся в пределах сравнительно обычного морского мелководья и влияющих на распределение организмов. Мы не знаем, какова была циркуляция воды на обширной платформе (возможно, весьма локализованная, действующая на небольших расстояниях, кратковременная) или каковы были циклы развития разных питательных веществ на этих платформах и какова их связь с обилием планктона. Мы можем с полным основанием сделать вывод, что многократная циркуляция карбоната кальция приблизительно на одном и том же месте — закономерное явление для внутренних частей платформ (иначе, чем объяснить сравнительно небольшую мощность карбонатных осадков, сохранившихся в виде биогенных накоплений? Она обычно не превышает 100—200 м за целый геологический период). Если же предположить, что в те времена происходил усиленный рост беспозвоночных, выделяющих карбонат, то это означает, что сохранившийся известняк и доломит органогенного происхождения составляет лишь небольшую долю общего карбоната. Учитывая растворимость карбоната, приходится удивляться тому, что на древних платформах сохранилось так много органогенного известняка. Еще одна сложная проблема — это отсутствие следов растворения окаменелостей, найденных в карбонатных породах на этих платформах. Однако многие из хорошо сохранившихся раковин находятся в сравнительно необычной глинистой вмещающей породе, которая, вероятно, и предохранила их от растворения. Если предположить, что большинство раковин, отложившихся на раннепалеозойских платформах, растворилось, а сохранилась лишь их небольшая часть (доля процента), то интересно обнаружить, что некоторые экземпляры раковин имеют явные признаки растворения (Андерсон, письменное сообщение, 1972), за исключением сохранившихся в глинистых сланцах (с низкой проницаемостью). Замещение доломитом не изменило ситуации, так как даже здесь раковины могут во всех деталях сохранять морфологию своей поверхности.

Присутствие в карбонатных отложениях платформ строматопороидных рифовых сообществ и богатой ассоциации донных сообществ, сообществ с тетракораллами и других, включающих многочисленные известковые водоросли, вероятно, объясняется более медленным осадконакоплением и гораздо меньшим привносом терригенного материала. Такие ассоциации сообществ рифовых и коралловых, строматопороидных, преимущественно водорослевых донных организмов объясняют большую часть «различий» между сообществами геосинклиналей и платформ в силуре и девоне. Распределение температур на этих платформах (в отличие от современных морей) остается неизвестным. Однако вполне логично предположить, что тонкий слой воды на таких платформах был более однородным в отношении температуры (хотя он подвергался суточным колебаниям), чем столб воды на большой глубине в океане. Присутствие одного широко распространенного сообщества, например *Virgiana* в течение нескольких временны́х интервалов, несомненно, говорит о постоянстве температур на большей части платформы. Отсутствие холодной воды на глубине может означать, что температуры платформенных вод были более однородными и высокими, чем температуры поверхностных вод в современных океанах.

Шоу [227] высказал предположение, что в прошлом приливные течения, вероятно, не оказывали большого влияния на платформы и что трение, имеющее место в очень тонких слоях воды на этих платформах, предотвращало сильные течения, широко распространенные в современных морях.

Г. де В. Клейн [312] пытается доказать, что на палеозойских платформах приливы существовали, и считает, что размеры их не отличались от современных. Все, что можно сделать, исследуя ископаемые,— это обратить вни-

мание на способ их залегания и распределение во времени и пространстве, собрать сведения о вмещающих их породах (редко — об условиях жизни ископаемых организмов, находящихся в прижизненном положении), а затем попытаться сопоставить эти данные с современными условиями окружающей среды. Из сказанного следует, что при подобных сравнениях могут возникнуть серьезные проблемы. Поэтому экологи, использующие в качестве отправной точки современные условия, и палеонтологи, использующие данные, полученные при изучении раннего палеозоя, могут оказаться по основным вопросам в серьезном противоречии по отношению друг к другу, не осознавая причины такого противоречия. В настоящий момент ученые слишком мало знают об условиях среды на древних платформах, чтобы понять, в чем же их основные отличия от современных, но всем нам, несомненно, следует иметь в виду возможность существования значительных различий, которые могут серьезно изменить основные правила игры.

Абсолютная глубина

Для того чтобы прийти к существенным экологическим выводам, весьма важно определить как можно больше физических факторов окружающей среды. Одним из них является абсолютная глубина. Положение береговой линии определяется относительно положения границы между сообществами солоноватоводных организмов и бентосным комплексом 1, с одной стороны, и относительно изменения фаций осадков от неморских осадков к морским (в обоих случаях границы в основном определяются с помощью ископаемых остатков) — с другой стороны (рис. 15). При рассмотрении глубоководных обстановок разумно заключить, что площади, изобилующие водорослями,

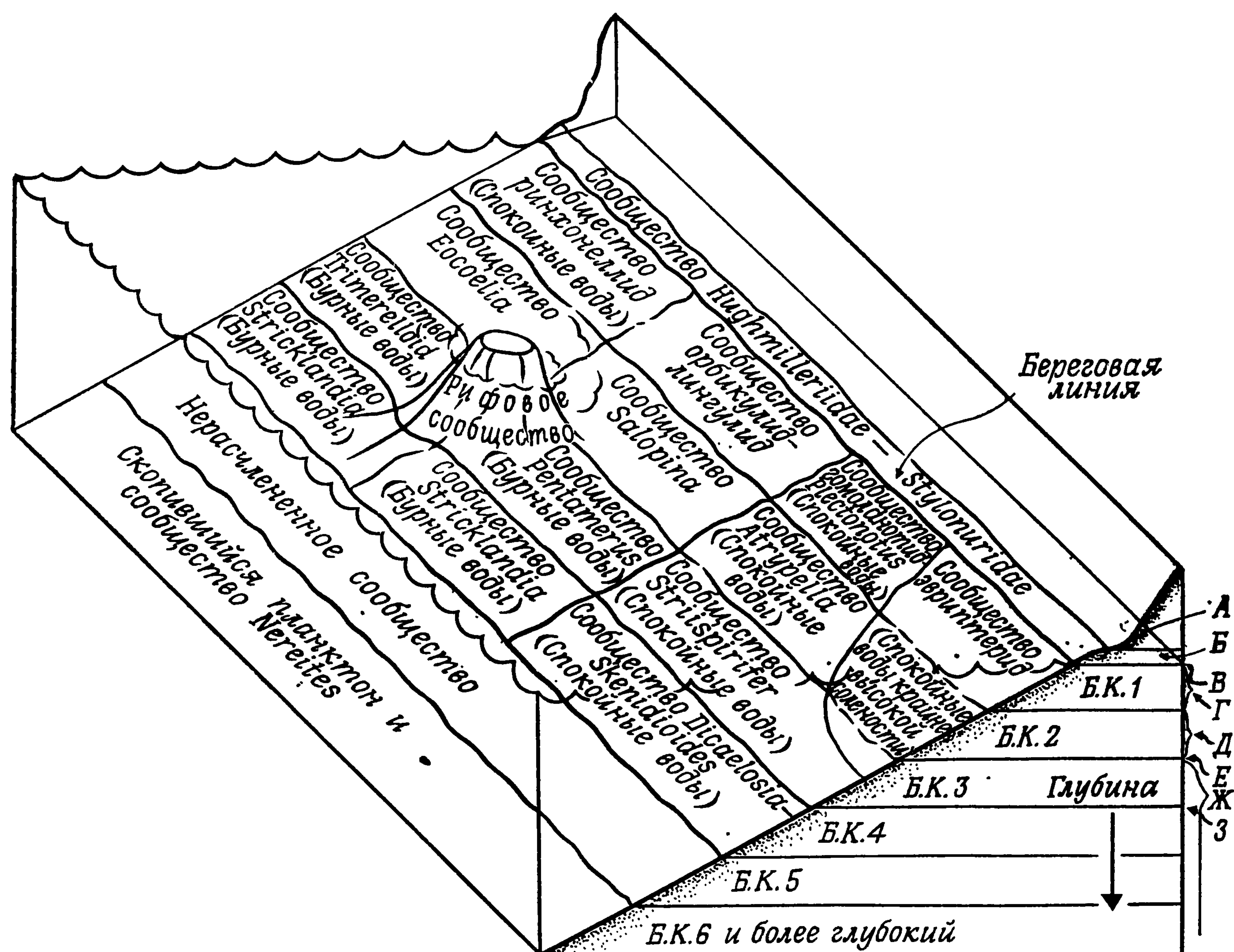


РИС. 15. Блок-диаграмма, иллюстрирующая взаимоотношения между бентосными комплексами и сообществами эпифауны силура.

А — неморская обстановка; *Б* — обстановка солоноватых вод; *В* — средний уровень прилива; *Г* — верхняя часть литоральной зоны; *Д* — нижняя часть литоральной зоны; *Е* — средний уровень отлива; *Ж* — сублиторальная зона; *З* — нижняя граница активного фотосинтеза и рифообразования.

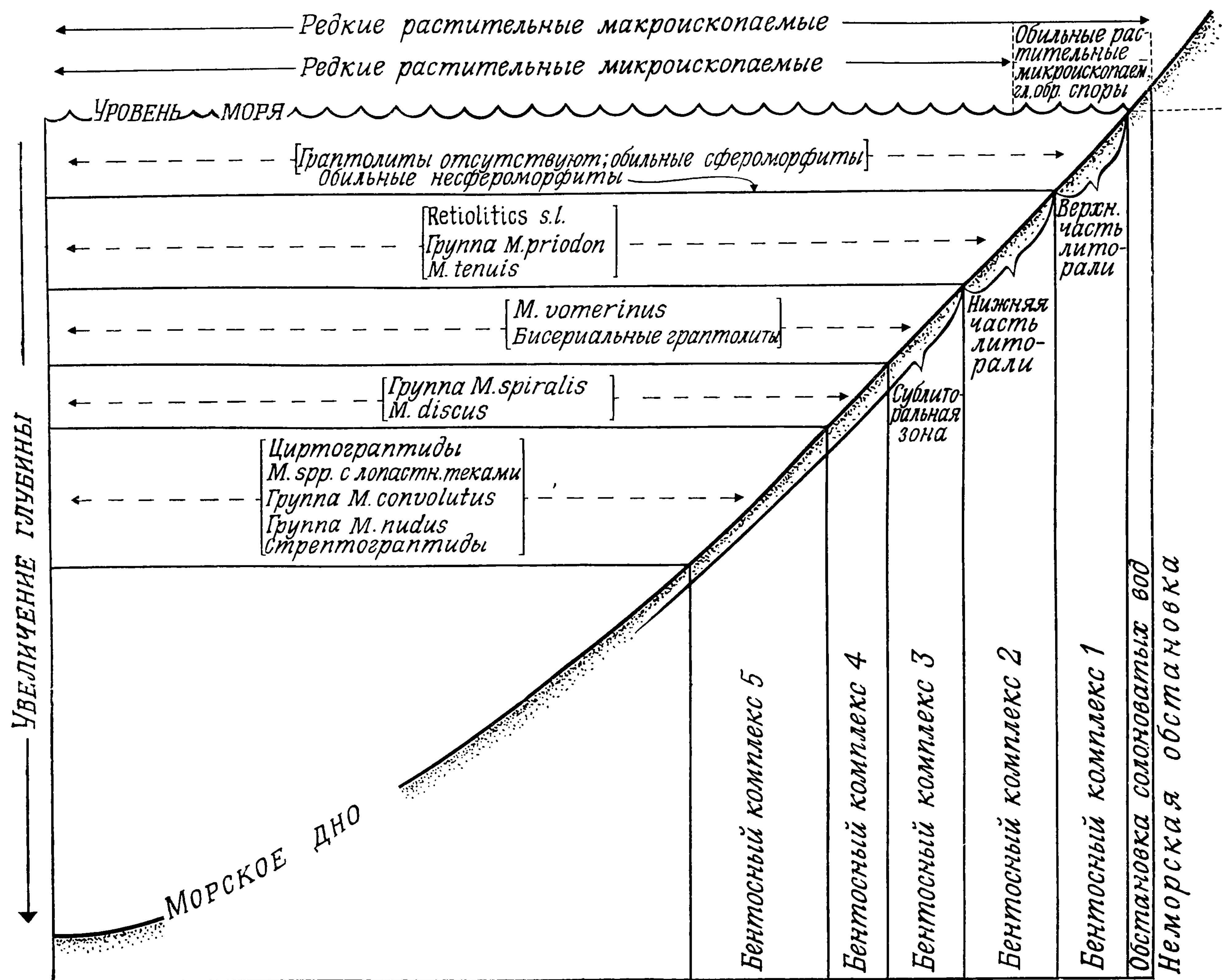


РИС. 16. Распределение по глубине силурийских акритарх [110], силурийских граптолитов [20] и спор растений [110], показанное по отношению к бентосным комплексам (включено солоноватоводное сообщество Hughmilleriidae — Stylonuridae [148]).

«Уровень моря» на этом рисунке эквивалентен среднему уровню высокой воды.

в особенности известковыми, находились в пределах зоны фотосинтеза и, вероятно, не распространялись ниже максимальной глубины в 60 м. Эта зона, изобилующая известковыми водорослями, соответствует бентосным комплексам 1—3 (Эди и Макинтайр [2] проанализировали значение глубин для современных известковых водорослей). На глубине, превышающей 60 м, обычно не происходит активного роста рифов. Так как рифовый комплекс сообществ в основном ограничен бентосным комплексом 3, то вполне вероятно, что в большинстве случаев нижние пределы глубин для комплекса 3 не превышают 60 м. Сравнительно узкая полоса, занимаемая бентосными комплексами 4 и 5 во многих районах, и почти полное отсутствие доказательств наличия очень крутых склонов говорит о том, что нижний предел распространения комплекса 5 лежит лишь на несколько сот футов ниже верхней границы комплекса 3[14]. Нижняя граница распространения силурийско-девонского ракушечного бентоса находится на уровне 150—180 м, что хорошо согласуется с современными данными. С этим выводом полностью согласуется обилие спор наземных растений в комплексе 1 в додевонских отложениях (рис. 16). Уинтерер и Мёрфи [267] приводят прекрасный пример быстрого изменения на небольшом расстоянии (менее мили) от внешних границ комплекса 3 (где местами встречаются сообщества пентамеринид) до внешних границ бентосного комплекса 5. Данные Уинтерера и Мёрфи не подразумевают наличия особенно крутых склонов между внешними границами бентосных комплексов 3 и 5.

Значение глубины бентосных комплексов. Как было установлено, бентосный комплекс 1, включающий сообщество *Lingula*, характерен для заливаемой приливом береговой полосы и, судя по его палеогеографическому положению, тесно связан с неморскими фациями, а также по аналогии с встречающимися в наше время многочисленными лингулоидными брахиоподами обычен в зоне литорали. Комплекс 2 характеризуется сообществами, включающими лишь по одному таксону, а также сообществами с большим таксономическим разнообразием. Однако эти последние имеют меньшее таксономическое разнообразие, чем сообщества, встречающиеся в бентосном комплексе 3 и еще глубже (но не глубже, чем специализированные сообщества подвижных вод, встречающиеся в комплексе 3 и на большей глубине). Кроме того, сообщества бентосного комплекса 2 обычно характеризуются более крупными особями тех же самых или родственных родов по сравнению с сообществами более удаленных от берега комплексов. Чтобы подчеркнуть это, сообщество *Hipparionyx*, принадлежащее бентосному комплексу 2, сначала называли «сообществом Биг Шелл» [42]. Калеф [66] указывал на это обстоятельство для сообществ лудлова в Уэльском бордерленде.

Совершенно очевидно, что большинство сообществ комплексов 5 и 4 в силурийских и девонских отложениях земного шара содержит гораздо более мелкие раковины [15], чем сообщества комплекса 2 (ярким примером является фауна бентосных комплексов 4 и 5 в известняках Робертс-Маунтинс, штат Невада). Единственным серьезным исключением из этого правила являются сообщества подвижных вод пентамеринид в бентосных комплексах 3 и 4. Таксоны малоподвижных вод обычно мельче, чем таксоны подвижных вод, независимо от принадлежности к тому или иному бентосному комплексу. Меньшее таксономическое разнообразие сообществ бентосного комплекса 2 наряду с открытиями Джексона [129] и Стэнтона и Эванса [236] для современного периода дает основание предполагать, что комплекс 2 занимает более низкое положение на литорали. Такой вывод согласуется с систематической разницей в размерах. Систематические различия в размерах можно связать с бóльшим обилием пищи [66] в более турбулентных условиях, имеющих место как в подвижных водах, так и в условиях литорали. Эти систематические различия можно также связать с потенциально более высокой скоростью метаболизма на теплом мелководье, чем в глубоких холодных водах, действующей одновременно с фактором наличия пищи на разных глубинах и/или близости береговой линии. Можно предвидеть, что количество фитопланктона будет больше на меньших глубинах, а также в прибрежных районах. Большее обилие спор наземных растений в бентосных комплексах 1 и 2 силура согласуется либо с присутствием мелководной морской флоры, либо с переносом с суши и отложением больших количеств растительного материала такого типа. Оба эти случая согласуются с увеличением количества пищи в положениях, занимаемых комплексами 1 и 2, в противоположность положениям, более удаленным от берега [16]. Если комплекс 1 считать «высоким» в заливаемой приливом береговой полосе, а комплекс 2 — «низким» в этой полосе, то мы будем иметь возможность определить кое-какие параметры абсолютной глубины для обоих комплексов. Если предположить, что бóльшая часть организмов из этих комплексов обитала в условиях высоких приливов (отсутствие признаков низких приливов согласуется с этим предположением), то нижняя граница глубины (для комплекса 2), находящаяся ниже среднего уровня высокой воды и равная 6—10 м, будет вполне приемлемой (Клейн [312] не обнаружил для раннего палеозоя признаков высоты приливов, отличающейся от современной) [17].

За нижнюю границу глубины для комплекса 3 (о чем говорилось в начале этого раздела) взята глубина около 60 м, до которой распространены рифы и рифовые постройки. Было высказано предположение, что так как активный рост рифов и водорослей в наше время имеет место на глубине не более 60 м,

то вполне логично предположить такую же ситуацию и в прошлом. Однако необходимо указать, что верхняя граница зоны распространения рифов, вероятно, заходила в область литорали, как это имеет место в настоящее время, хотя рифы обычно заселяют обстановки открытого моря. Поэтому можно сделать вывод, что сообщества донных организмов, относящиеся к бентосному комплексу 3, обитали на глубине от 6—9 м до 60 м.

Как указывалось выше, нижняя граница обитания бентосных комплексов 4 и 5 находится на глубине 150—180 м, хотя точных индикаторов глубины как таковых мы не имеем [84].

В общем смысле мы приняли, что близость береговой линии является функцией глубины, так как физические факторы, присущие более удаленным от берега бентосным комплексам, обычно предполагают большую глубину, чем физические факторы, характерные для прибрежной фауны. Однако мы не можем сказать ничего определенного о сообществах подвижных вод, относящихся к бентосным комплексам 3 и 4. Такие сообщества подвижных вод могут указывать на существование в пределах зоны активной турбулентности мелководных районов, встречающихся вдали от берега и связанных или не связанных с барьерами или другими препятствиями. Отсутствие таких сообществ подвижных вод, перемежающихся с неморскими фациями, показывает, что они встречаются на значительном расстоянии от берега, как и рифы, но это не обязательно говорит о большей глубине, чем та, на которой находится бентосный комплекс. 2. Отсутствие сообществ бентосного комплекса 2 на обращенной к морю стороне сообществ подвижных вод, относящихся к комплексам 3 и 4, дает основание предполагать, что их обращенная к морю граница отражает более глубоководные условия, чем граница, обращенная к суше.

Зависимость между комплексами бентических форм, близостью береговой линии и абсолютной глубиной, как указывалось выше, возможно, также частично связана с наличием пищи — наиболее трудно определяемым параметром. Если заключение о внешней границе бентосного комплекса 3, соответствующей нижней границе световой зоны, правильно, то можно сделать вывод, что первичный запас пищи был гораздо обильнее от этой точки в сторону берега, чем в сторону моря. Этот эффект световой зоны, естественно, будет частично зависеть от присутствия участков суши с потенциально высоким запасом питательных веществ, а также от апвеллинга. К сожалению, сейчас нельзя получить надежных данных о бентосной биомассе, характерной для разных комплексов. В разрезах шельфовых отложений палеозоя можно различить общую тенденцию уменьшения биомассы бентоса от мелководья к более глубоким водам [215]. Создается впечатление, что количество ракушечного бентоса уменьшается от бентосного комплекса 2 к комплексам 5 и 6. Но это впечатление весьма субъективно, оно связано с просмотром коллекций, отобранных из обстановок с очень разной скоростью седиментации, не говоря уже о разной сохранности ископаемых, что также может сильно повлиять на результаты исследования.

Соотношение провинции и сообщества

Известно, что во многих случаях все сообщества относящиеся к определенной биогеографической единице, ограничены этой единицей. Однако имеется несколько примеров сообществ, встречающихся более чем в одной биогеографической единице. Например, сообщество *Kirkidium* встречается как в Северо-Атлантической, так и в Урало-Кордильерской областях позднего силура. В живете сообщество *Stringocephalus* встречается в царствах Старого Света и Восточно-Американском, а также во всех подразделениях царства Старого Света.

Однако, если таксоны в пределах сообщества не изучены самым тщательным образом, то при решении вопроса о принадлежности определенного сообщества к более чем одной биогеографической единице следует соблюдать большую осторожность. Сообщество орбикулоидных — лингулоидных брахиопод, относящееся к бентосному комплексу 1 и известное в большинстве биогеографических подразделений в силуре — девоне, может фактически оказаться набором разнообразных сообществ (в лучшем случае группой сообществ), смешанных в кучу, вследствие недостаточной изученности.

В нижнем и среднем девоне постепенно увеличивается количество рифов, рифовых построек и число ассоциирующихся с ними сообществ. Причины такого увеличения в интервале времени от пржидола — жедина до эйфеля — живета неизвестны, так же как и причины резкого прекращения развития рифов в конце франского века. Однако влияние подобного развития на число сообществ совершенно очевидно. Дальнейшее изучение сообществ рифовых организмов, несомненно, еще сильнее подчеркнет аномальное увеличение числа сообществ в этот промежуток времени.

Число сообществ ровного дна

В связи с тем что площадь, занимаемая одним видом, зависит от величины популяции, представляется необходимым определить число сообществ, содержащих этот вид. Из рис. 22, *з* видно, что в течение силура и девона от одного отрезка времени к другому число донных сообществ замковых брахиопод было различным. Поэтому представляется необходимым рассмотреть факторы, регулирующие общее число сообществ ровного дна, которые могли существовать в течение какого-то отрезка времени. На рис. 11, *б* приведена схема биогеографических единиц, а также занимаемая ими относительная площадь на гипотетическом континенте в условиях одинакового климата, резкого климатического градиента и присутствия одного перекинутого через весь континент биогеографического барьера. Обратите внимание на разное число биогеографических единиц, возможное в этих разных условиях, а также на то, что различные биогеографические единицы, существующие в одинаковых климатических условиях, могут дать начало появлению сходного количества функционально одинаковых аналогичных или гомологичных (в зависимости от предшествующей биогеографической истории содержащихся в них таксонов) сообществ. Но, кроме влияния биогеографических факторов, существует еще много регуляторов, определяющих изменяющееся число сообществ ровного дна. Наклон шельфа или платформы оказывает сильное влияние на сообщества, которые тесно связаны с глубиной (например, те, которые зависят от температуры — переменной величины, обычно изменяющейся с глубиной, по крайней мере локально). Вполне возможно существование температурной зональности при наличии очень узких или очень широких платформ, которые исключают определенные сообщества (или по крайней мере делают площадь их распространения настолько небольшой, что они становятся совсем незаметными в геологической летописи). Необычно крутые склоны вблизи границ континентального шельфа (в условиях сильной регрессии) также могут исключать определенные сообщества из ископаемой летописи или даже из числа обитавших здесь организмов. В условиях трансгрессии или регрессии, сильного провинциализма или космополитизма вполне вероятно, что распределение типов донных осадков и различных физических факторов, усиливающих изменчивость обстановок, может оказать очень большое влияние на число сообществ. Логично заключить, что число таких контролируемых физическими факторами обстановок, а также их распространение на площади с течением времени будут варьировать в очень широких пределах и способствовать явному изменению числа сообществ в геологической летописи. Расположение морских мелководных шельфовых течений

(типа Гольфстрима) над платформами и континентальными шельфами временами также могло играть важную роль (в тех случаях, когда не было реального провинциализма) в распределении питательных веществ и локальном регулировании температурного режима моря, которые в свою очередь могли сказаться на количестве обитающих в регионе сообществ.

Изучение силурийско-девонских отложений платформ дает основание предполагать, что в течение определенных интервалов времени отдельные сообщества могли занимать либо очень большую, либо весьма незначительную часть платформы. Оно также позволяет установить отрезки времени, в течение которых существовало много или мало сообществ. Аналитически эту проблему можно разрешить путем простого построения таблицы числа сообществ в единицу времени, а также учета значимости занимаемой ими площади. Но генетическую проблему решить не так просто. Например, в раннем и среднем лландовери на платформах * обитало небольшое число сообществ, и среди них сообщество *Virgiana* занимало более 90% площади платформы, сложенной карбонатными породами. В то же время в венлоке на платформах такой же площади обитало гораздо большее число сообществ, и ни одно из них не было преобладающим территориально. Ясно, что какой-то фактор или факторы, регулировавшие площадное распространение сообществ «работали» во времени неравномерно. Трансгрессию или регрессию к этим «факторам отнести нельзя, так как с периодами сильной трансгрессии связаны как большое, так и малое число сообществ (даже после поправки на разницу в уровне провинциализма). Мы, очевидно, не сможем заняться детально этим вопросом до тех пор, пока нам не удастся установить связь между физической природой осадков и ассоциирующимися с ними сообществами.

Все сказанное, естественно, относится к сообществам организмов ровного дна. Что касается рифовых и связанных с рифами сообществ, то в периоды интенсивного развития рифовых построек их число было очень высоким. При любой дискуссии об общем числе сообществ животных весьма важно рассматривать рифовые и связанные с рифами организмы отдельно от сообществ ровного дна.

---

* Здесь и в других местах автор, конечно, имеет в виду не собственно платформы, а покрывающие их эпиконтинентальные моря.— *Прим. ред.*

Глава 3

Скорости эволюции

Точечные источники, краевые источники, обширные источники и скорость эволюционного процесса

Нанося на карту площади, занимаемые популяциями в последовательные отрезки времени, исследователь должен иметь возможность проверить, обоснована ли концепция о том, что скорости филетической, кладогенетической и таксономической эволюций обратно пропорциональны размерам площади, занимаемой популяциями со свободно скрещивающимися особями (площадь рассматривается как прямая функция фактической величины популяции, т. е. означает то же, что и плотность популяции). Картирование площадей [17], занимавшихся в последовательные интервалы времени популяциями пентамеринид, эоцелид и стрикландид, указывает на наличие подобной зависимости; то же самое наблюдается для большого числа таксонов хонетид, каждый из которых в раннем и среднем девоне был ограничен определенной провинцией, тогда как в более космополитном силуре их число гораздо меньше (рис. 17).

Следующим логическим шагом является исследование этих примеров (равно как и других) с точки зрения точечных, краевых и обширных источников. Термин «точечный источник» употребляется здесь в смысле небольшой популяции, ограниченной одной небольшой частью земного шара. Краевой источник означает здесь небольшую популяцию, встречающуюся на краю или границе площади, занимаемой очень большой популяцией одного таксона, когда эта пограничная популяция дает начало новому близкородственному таксону. И наконец, обширный источник означает большую популяцию, занимающую очень большую площадь.

Картирование площадей, занимавшихся близкородственными таксонами во времени, может выполняться путем нанесения местонахождений этих таксонов на серии карт, отражающих временну́ю последовательность. Когда такое картирование скоординировано с картированием биогеографических границ для этих же отрезков времени, а также площадей распространения бентосных комплексов и сообществ животных, к которым относятся эти таксоны, то представляется возможным правильно оценить общую площадь, занимаемую в последовательные отрезки времени таксонами, о которых идет речь.

Точечные источники возможны для таксонов, появляющихся неожиданно в геологической летописи и сразу же получающих широкое распространение, т. е. не имевших известных предшественников, очень близких морфологически. Многие из семейств брахиопод позднего лландовери [17] появились неожиданно на всей огромной площади Северного силурийского царства. Благодаря исследованиям нескольких советских палеонтологов (Никифоровой, Ушатинской и др., в основном неопубликованные работы) теперь стало известно, что многие из этих семейств имеют представителей в допозднелландоверийских слоях юго-восточного Казахстана. Иначе говоря, юго-восточный Казахстан является точечным источником, из которого эти группы примерно

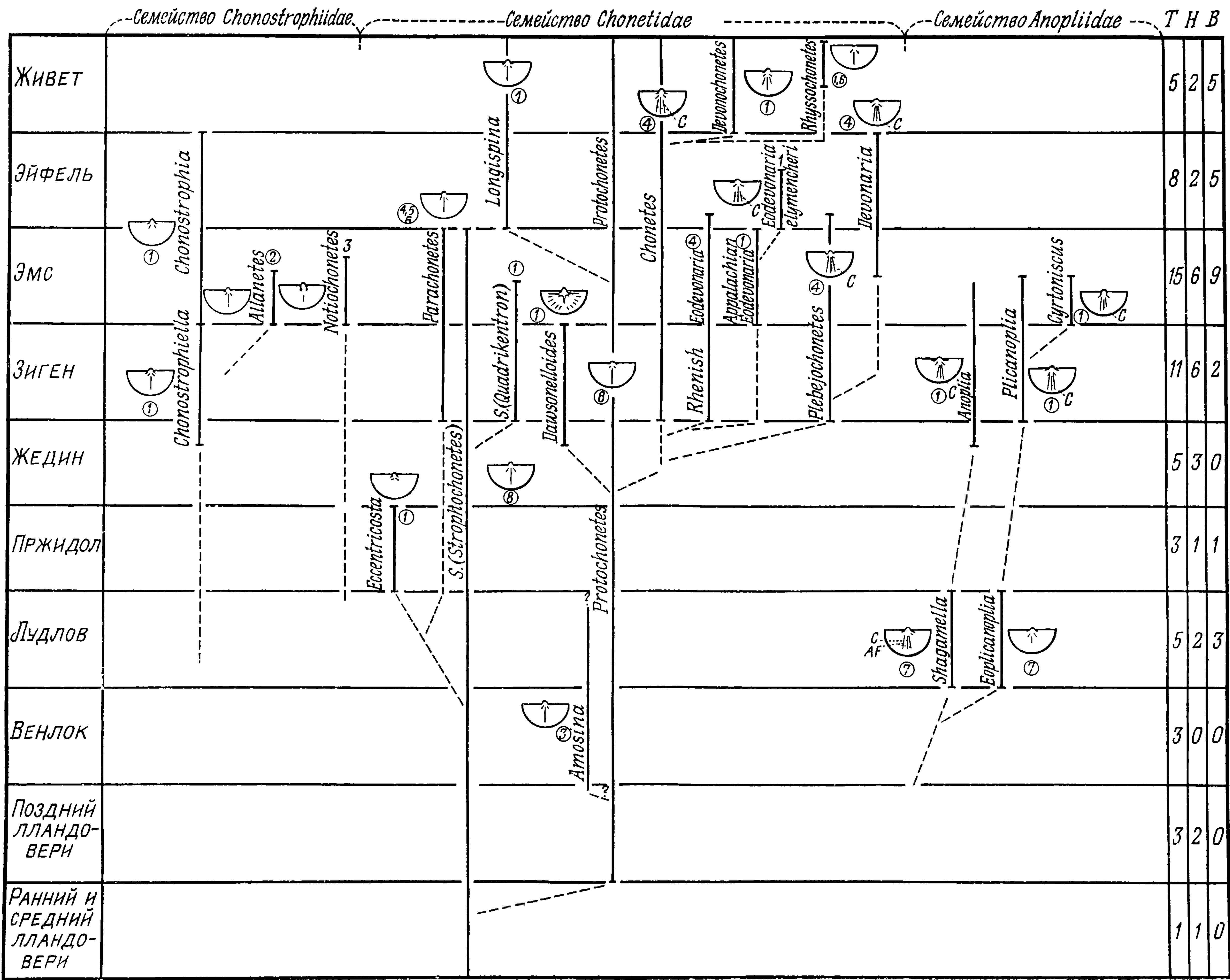


РИС. 17. Предполагаемая филогения и установленное распространение хонетацей в силуре — живете с указанием скорости возникновения и вымирания родов. (Изменено и дополнено по Буко и Харперу [40].)

Цифры в кружочках: *1* — Восточно-Американское царство; *2* — Новозеландская область; *3* — Мальвинокаффрское царство; *4* — Рейнско-Чешская область; *5* — Тасманская область; *6* — Кордильерская область; *7* — Северо-Атлантическая область; *8* — космополиты. *C* — обычно развиты; *AF* — отсутствуют или лишь слабо развиты; *T* — число таксонов на единицу времени; *H* — число новых таксонов на единицу времени; *B* — число вымерших таксонов на единицу времени.

в начале позднего лландовери распространились по всему Северному силурийскому царству.

Ньюмен [188] указал на аномальное появление в Северных Аппалачах в раннем ордовике нескольких таксонов брахиопод, которые обнаружены в других районах мира в отложениях среднего ордовика. Эти таксоны из северных Аппалачей ассоциируются с породами, которые считаются остатками вулканических островов. Отсюда можно заключить, что некоторые сравнительно небольшие популяции брахиопод среднеордовикского типа развивались в изоляции (точечные источники) в пределах ограниченной части северных Аппалачей еще до того, как они широко распространились в среднем ордовике. В этом случае интерпретация небольшой популяции и сравнительно быстрой эволюции проста.

Краевые источники вероятны для таксонов, которые в геологической летописи появляются неожиданно (при очень ограниченном распределении) и соседствуют с близкородственными таксонами, имеющими очень широкое распространение в этот же и предшествующий периоды времени. Примером таксонов такого типа является виргианида *Platymerella*, которая предшествует и затем встречается вместе с огромными популяциями космополитной *Virgiana*. С такими же и краевыми источниками хорошо увязываются многочисленные ассоциирующиеся с рифами организмы венлока и лудлова, а также многие связанные с рифами таксоны эйфеля и живета. Элдредж и Гулд [93] указывают на возможность особенно быстрой эволюции видов (обычно в периферических местонахождениях) в противоположность более часто наблюдаемой медленной эволюции («филетическая постепенность» — phyletis gradualism), согласующейся с данными по крупным популяциям (или заимствованным из них). Однако термин Элдреджа и Гулда «прерывающиеся равновесия» (punctuated equilibria) чаще всего означает не что иное, как быструю эволюцию небольших популяций, в которых шансы на сохранение промежуточных форм малы (Майр [175] еще в 1970 г. говорил о малой вероятности сохранения в ископаемой летописи быстро эволюционирующих небольших популяций), а не любое внезапное и радикальное изменение скорости эволюции или переход от уравновешенного состояния отсутствия изменений к состоянию резких изменений.

Среди обширных источников выделяют два типа: 1) очень большие площади, занимаемые одним таксоном, и 2) большое число маленьких площадей, связанных друг с другом возможностью размножения обитавших на них таксонов, практически представлявших собой крупную популяцию, члены которой свободно скрещивались между собой. Однако обширные источники этих двух типов будут включать популяции всех размеров от самых крупных (рис. 18, пентамериниды), для которых характерна сравнительно низкая скорость эволюции (в этом случае — таксономической), до совсем небольших по величине популяций (рис. 18, стрикландиды и эоцелиды), характеризующихся гораздо более высокой скоростью эволюции (в этом случае — филетической).

В принципе можно предсказать, что скорость эволюции будет наименьшей для популяций из обширного источника первого типа, более высокой — для популяций из обширного источника второго типа и самой высокой — для популяций из точечного и краевого источников. Ключ к быстрой эволюции лежит в увеличении размеров небольших изолированных популяций. Такой вывод для обширных источников первого типа (пентамериниды, рис. 18) и второго типа (эоцелиды и стрикландиды, рис. 18) подтверждается многочисленными данными по силуру и девону. Но обосновать этот вывод для точечных и краевых источников гораздо труднее. Проблема состоит в том, чтобы показать, что известный пример действительно является адекватным. Всегда существует опасность, что нехарактерный пример обширного источника второго типа будет отнесен к точечному или краевому источникам.

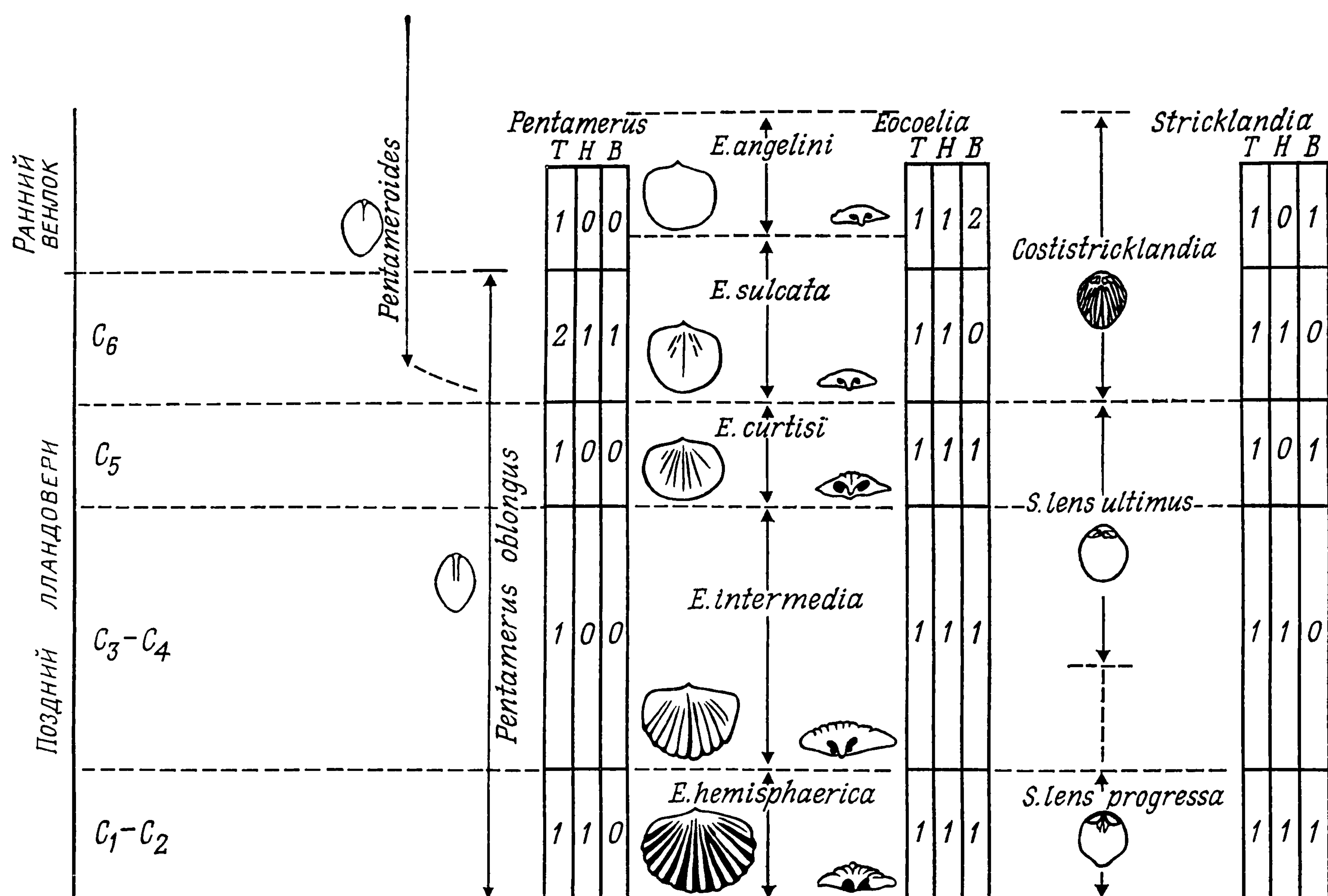


РИС. 18. Ряды трех групп брахиопод позднего лландовери — раннего венлока.

Группа *Pentamerus* занимает большую географическую площадь, а группы *Eocoelia* и стрикландид — небольшие площади. Обратите внимание на аналогичное число таксонов (число таксонов на единицу времени) для всех трех групп независимо от занимаемой площади в отличие от сильно различающихся скоростей эволюции (число новых таксонов на единицу времени). Виды *Eocoelia* и *Stricklandia* обнаруживают большую скорость филетической эволюции, роды пентамеринид — малую скорость таксономической эволюции (сам *Pentamerus*, очевидно, имеет низкую скорость филетической эволюции, на что указывает отсутствие изменений в течение этого периода времени). Заметьте также, что морфологические изменения между *Pentamerus* и *Pentameroides* гораздо меньше, чем изменения в каждом из двух других рядов. *Т* — число таксонов на единицу времени; *Н* — число новых таксонов на единицу времени; *В* — число вымерших таксонов на единицу времени.

У нас нет возможности устранить этот потенциальный источник ошибок. разве что непрерывно накапливать и систематизировать все новые и новые данные. Однако, даже если подобные ошибки в интерпретации данных сделаны, то можно снова и снова проверять концепцию обратной зависимости между размером популяции и скоростью эволюции (таксономической, кладогенетической или филетической), так как различия между точечными, краевыми и обширными источниками второго типа будут гораздо меньше, чем между каждым из них и обширными источниками первого типа.

Обширные источники, естественно, со временем могут дать начало быстро эволюционирующим популяциям, если на площади, ранее занятой обширным источником, появляются многочисленные барьеры, препятствующие распространению фауны и разделяющие обширный источник на ряд небольших и средних изолированных источников (эволюция хонетид, рис. 17). Правильное распознавание и идентификация точечных, краевых и обширных источников первого и второго типов имеет большое значение, особенно когда на основе этого делаются важные выводы. Повсеместное широкое распространение таксона в начале его появления предполагает происхождение таксона из точечного или краевого источника. В древних породах, подстилающих отложения, содержащие общий широко распространенный таксон, эти точечные и краевые источники можно не распознать из-за малой вероятности обнаружения такой небольшой площади. Несколько случаев, для которых были распознаны наследственные точечные или краевые источники, лишний

раз подчеркивают это положение. Подходящим примером является внезапное появление эоспириферид в позднем лландовери по всему Северному силурийскому царству в сочетании с их обнаружением лишь в допозднелландоверийских отложениях юго-восточного Казахстана. Вполне возможно, что местонахождения более древних потенциальных точечных и краевых источников для большинства этих внезапно широко распространившихся таксонов не будут найдены.

Что касается широко или узко распространенных таксонов, имеющих более древний обширный источник первого или второго типа, то узнать, что они происходят из такого обширного источника, не представляет трудности из-за большей вероятности найти остатки древнего обширного источника. Это положение иллюстрирует рис. 17, на котором показана эволюция и распределение хонетид во времени и пространстве. *Eocoelia angelini* известна лишь в нескольких местах в северо-западной части Европы, а гораздо более широкое распространение предшествующего ей вида *E. sulcata* (рис. 18) не оставляет сомнений в том, что *E. angelini* произошла из обширного источника второго типа.

Широкое распространение *Stricklandia* в раннем лландовери в Северном силурийском царстве, близкие предшественники которой в позднем ордовике неизвестны, дает веские основания предполагать, что в течение какого-то довольно значительного промежутка времени либо точечный, либо краевой источник был изолирован от обширного источника.

Абсолютное и относительное время

Логично было бы спросить, каким образом была установлена абсолютная и относительная продолжительность разных отрезков времени, которыми мы пользуемся в нашей работе. Например, у нас нет априорной причины считать, что ранний силур и ранний девон или поздний силур и поздний девон имеют эквивалентную абсолютную или относительную продолжительность. Если бы мы смогли показать, что ранний девон представлял собой гораздо больший отрезок абсолютного или относительного времени, чем ранний силур, то мы могли бы сделать вывод, что скорость эволюции в раннем девоне была ниже, чем в раннем силуре. А это вызвало бы необходимость пересмотра всех результатов нашего исследования. Абсолютные датировки непригодны для точного калибрования шкалы относительного времени, основанной на ископаемых зонах. Однако небольшое число абсолютных датировок показывает, что силур имел абсолютную продолжительность примерно около 30 млн. лет, а девон — около 55 млн. лет (см. данные, приведенные ниже). Используя эту информацию, можно грубо приравнять весь силур к жединскому — эйфельскому интервалу девона и прийти к заключению, что ранний силур и ранний девон, а также поздний силур и средний девон, вероятно, имели примерно одинаковую абсолютную длительность.

Радиологические данные пока еще не позволяют однозначно определить возраст границ силура и девона и их подразделений. Френд и Хаус [100] суммировали и интерпретировали данные по девону, полученные до 1964 г. Пытаясь как-то согласовать шкалы абсолютного и относительного времени для девона, они построили график данных абсолютного возраста (с указанием погрешности) и сопоставили его со шкалой относительного времени, базирующейся на максимальных стратиграфических мощностях фаунистически охарактеризованных стандартных подразделений девона.

Метод определения максимальной мощности стратиграфических толщ был заимствован из ранней работы Холмса. Метод кумулятивной максимальной стратиграфической мощности включает допущение, что максимальная мощность на стандартное подразделение девона будет пропорциональна абсолютному времени. Но это допущение не имеет веского обоснования.

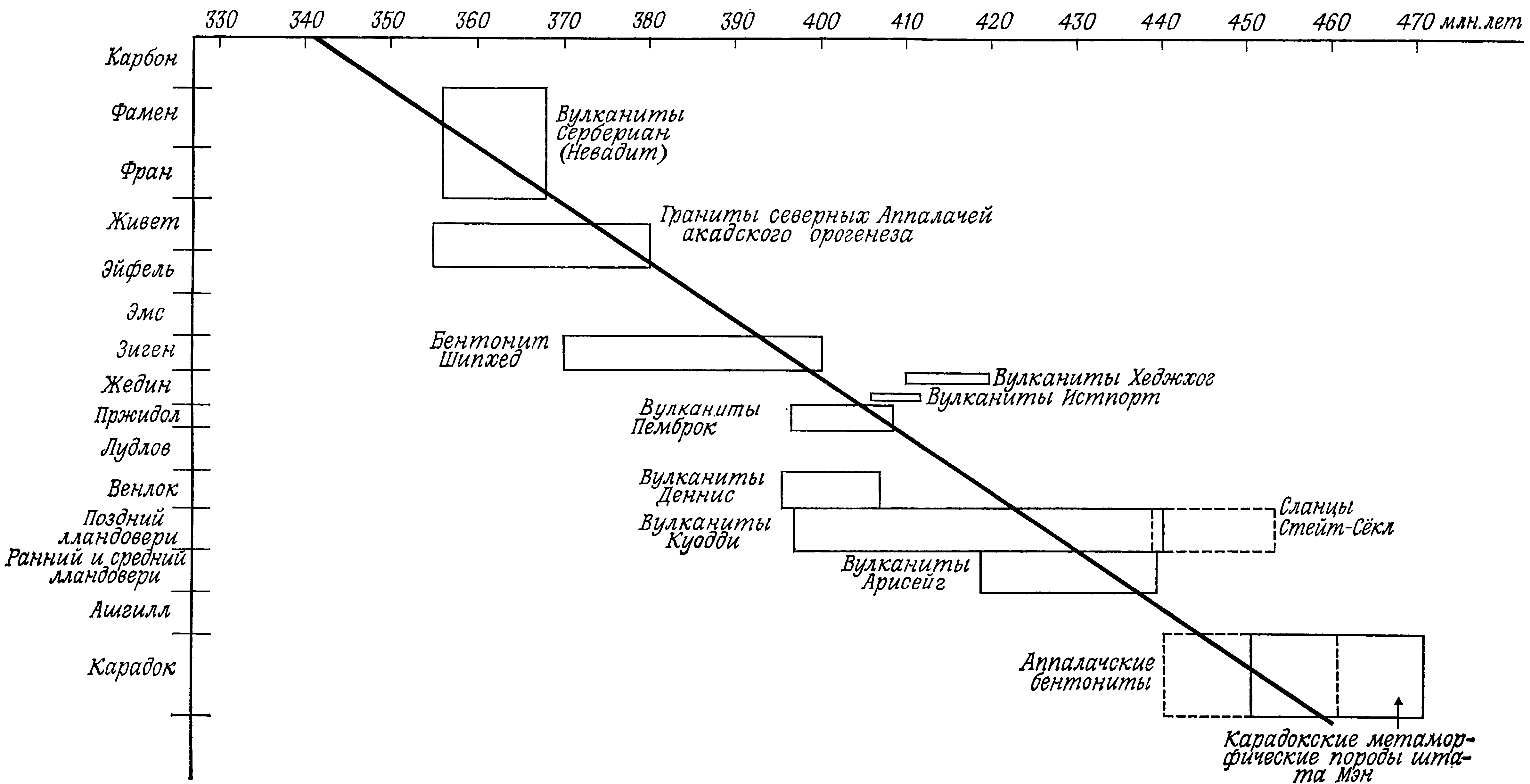


РИС. 19. Графическое изображение данных определения абсолютного возраста (с учетом ошибок) пород от карадока до фамена по отношению к шкале относительного времени, основанной на рассчитанной скорости органической эволюции для каждой единицы относительного времени.

Допущение, основанное на максимальной мощности, подразумевает разницу, по крайней мере в четыре раза (жединский ярус — 1700 м, зигенский — более 6000 м), что представляется гораздо хуже обоснованным в свете огромных колебаний скорости осадконакопления от места к месту и от одного интервала времени к другому.

Несмотря на предполагаемую нехватку информации, на основе которой строится шкала времени для этого периода, поразительно, какие согласованные результаты можно получить при тщательном отборе данных. Приведенный ниже разрез отражает пределы абсолютных датировок, использованных при построении схемы на рис. 19.

При расчленении франского и фаменского ярусов за основу взят возраст 362 млн. лет ±6 млн. лет, по данным Мак-Дугалла и др. [177]. Они поместили свои образцы вблизи границы фамен — нижний карбон (турнейский ярус), но Талент (письменное сообщение, 1973) представил следующую информацию, которая заставила нас переместить образцы Мак-Дугалла и др. [177] вниз по разрезу: «Проблема здесь, как это часто бывает, заключается в допущении, что любой объект имеет определенный возраст...

Последовательность отложений здесь такова (сверху вниз):

Вулканиты Сербериан. Будучи связаны с кальдерным проседанием, они могут быть истолкованы как образовавшиеся мгновенно в геологическом масштабе.

Серия Таггерти — вулканиты и осадочные породы, содержащие *Bothriolepis gippslandiensis.*

Вулканиты Снобс-Крик.

Корреляции позднедевонских неморских отложений в Австралии весьма невыразительны, и на таких сомнительных соотношениях мы пытаемся определить возраст вулканических пород Сербериан. Это определение основано на возрасте *B. gippslandiensis* — формы, распределение которой не дает возможности осуществить прямую корреляцию с морскими отложениями. Представление о возрасте можно получить путем сравнения флоры и фауны районов Митчелл-Ривер — Фристоун-Крик, восточная Виктория, и Иден — Дженоа-Ривер, южная часть Нового Южного Уэльса. Во втором районе формация Меримбула содержит морскую фауну, включающую *Cyphotopterorhynchus*, которая указывает на франский, возможно на позднефранский, возраст (Сартенер, письменное сообщение). Для континентальных эквивалентов этих слоев (слои Дженоа-Ривер) характерна флора *Archaeopteris howitti*, *Cordaites australis*, *Sphenopteris carnei* и *Pecopteris*? *obscura.* Похожая флора с *A. howitti* и *C. austsralis* встречается в серии Эйвон-Ривер, залегающей на 500 м выше вулканогенно-осадочных отложений, содержащих *Bothriolepis gippslandiensis.* Даже делая скидку на большую неопределенность в корреляции флоры и неясности, связанные с присутствием *B. gippslandiensis* в вышележащих отложениях, у нас есть основания полагать, что серия Таггерти вполне может иметь франский возраст и что изотопная датировка согласно перекрывающих ее вулканитов Сербериан скорее соответствует границе франского и фаменского ярусов, нежели фаменского и турнейского».

Возраст границы между эйфелем и живетом был установлен после рассмотрения данных Ветерилла [262] по гранитоидам северных Аппалачей, внедрившимся в слои, содержащие ископаемые организмы и относящиеся к эйфелю, которые несогласно перекрыты фаунистически охарактеризованными слоями живетского возраста и датируются возрастным интервалом 355—380 млн. лет. В своих исследованиях автор использовал породы, распространенные в северных Аппалачах, на севере штата Мэн и в соседних провинциях Канады (Нью-Брансуик и Новая Шотландия), а не гранитоиды южного Мэна и южного Нью-Брансуика, которые могут быть несколько древнее (около 400 млн. лет по Ветериллу; данные, полученные до 1965 г.). Возраст зигена (385 ± 15 млн. лет) определялся по бентониту из Гаспе [231],

а возраст пржидола (402 ± 6 млн. лет) — по вулканическим породам формации Пемброк на юге штата Мэн [102]. Возраст вулканических пород формации Деннис венлока определяется в 401 ± 5 млн. лет, а вулканитов формации Куодди позднего лландовери в 418 ± 22 млн. лет. Еще одна точка в позднем лландовери, относящаяся к сланцам Стейт-Сёркл, соответствует 445 ± 7 млн. лет [29], что частично совпадает с данными для формации Куодди. Возраст вулканических пород Арисейг, относящихся к нижнему лландовери или к самым верхам ордовика, по данным Фуллагара и Боттино, составляет 428 ± 10 млн. лет. Брукинс (см. [44]) считает, что возраст 460 ± 10 млн. лет соответствует карадоку. Жединские вулканиты Хеджехог и Истпорт в штате Мэн, изученные Фуллагаром и Боттино [102], имеют возраст соответственно 414 ± 5 млн. лет и 408 ± 3 млн. лет, хотя на графике они несколько смещены в сторону (они больше соответствовали бы другим данным, если бы относились к очень раннему жедину и если бы образец из формации Пемброк относился к позднему пржидолу). Возраст бентонитов карадока составляет 440—460 млн. лет. Эти данные Харланда [116] соответствуют информации, представленной Брукинсом.

На основе приведенных выше данных и принятых допущений, а также после проведения на рис. 19 прямой линии устанавливаются возрастные границы девона (350—405 млн. лет) и нижняя граница силура (437 млн. лет). Цифры 55 млн. лет и 32 млн. лет, характеризующие абсолютную продолжительность девона и силура соответственно, лучше согласуются с результатами наших исследований, чем более употребительные цифры (60 и 20 млн. лет соответственно). Совершенно очевидно, что относительная продолжительность подразделений силура и девона в конце концов определяется по скорости эволюции ископаемых остатков. Хотя это может показаться повторением (настоящее исследование ставит своей целью доказать, что разные группы ископаемых остатков свидетельствуют о разных скоростях эволюции в один и тот же период времени), все же следует подчеркнуть, что после ознакомления с окаменелостями (как быстро, так и медленно эволюционирующих форм) исследователь получает общее впечатление об относительной скорости эволюции, происходящей в течение разных промежутков времени. Нет нужды говорить о том, что эти впечатления весьма трудно оценить количественно, а если они еще и содержат ошибки, то все последующие выводы, представленные здесь, вообще не заслуживают серьезного рассмотрения.

Относительная продолжительность стратиграфических единиц в интервале от карадока до фамена, установленная по ископаемым организмам. Харланд [116], следуя методу Холмса, строит график, на котором на оси ординат отмечается известная максимальная мощность осадков, отложившихся в единицу времени, а на оси абсцисс — значения абсолютного возраста для раннего палеозоя. Как уже указывалось выше, я считаю, что известная максимальная мощность осадков на единицу времени — гораздо менее надежный параметр, чем скорость эволюции. Однако, если воспользоваться скоростью эволюции, то возникает другая сложность, состоящая в том, что в каждой единице времени есть примеры как быстрой, так и медленной эволюции. Как же тогда вывести среднюю величину? Вначале автор дал собственную оценку, основанную исключительно на изучении разнообразных брахиопод (весьма ограниченном для карадока — ашгилла и живета — фамена, по сравнению с лландовери — эйфелем, из которых в распоряжении автора были разнообразные коллекции). В табл. 2 (вертикальная графа «сокращенные числа») приведены данные автора. Из-за недостатка данных для части интервала карадок — фамен и опасений, что исследования по другим группам организмов могут дать совсем другие результаты, автор позаимствовал данные у своих коллег: по граптолитам — у Берри; по ордовикским конодонтам — у Бергстрёма; по девонским брахиоподам — у Дутро; по аммоноидеям —

Таблица 2

Оценка разными палеонтологами относительной продолжительности временных подразделений, используемых в данной книге

Подразделение (ярус)	Бергстрём		Берри		Буко		Дутро		Хаус	
	Сокращенные числа	Первичная оценка	Сокращенные числа	Первичная оценка	Сокращенные числа	Первичная оценка	Сокращенные числа	Первичная оценка	Сокращенные числа	Первичная оценка
Фамен					1,0		1,4	(10)	1,5	(3)
Фран					1,0		1,0	(7)	1,0	(2)
Живет					1,0		1,0	(7)	1,0	(2)
Эйфель					1,0		0,7	(5)	1,0	(2)
Эмс			0,5	(5)	1,0		1,4	(10)	0,5	(1)
Зиген			0,7	(5—8)	1,0		0,7	(5)	1,0	(2)
Жедин			0,4	(3—5)	1,0		0,7	(5)	0,5	(1)
Пржидол			0,3	(3)	1,0					
Лудлов			0,9	(8—10)	1,0					
Венлок			0,5	(5)	1,0					
Лландовери			2,0	(20)	2,0					
Ашгилл	(1)	1	1,0	(10)	1,0					
Карадок	(2+)	2+	2,0	(20)	2,0					

Подразделение (ярус)	Клаппер		Оливер		Ормистон		Уиттингтон		Относительная мощность осадков на временное подразделение [116]	Относительная длительность палеонтологического подразделения
	Сокращенные числа	Первичная оценка	Сокращенные числа	Первичная оценка	Сокращенные числа	Первичная оценка	Сокращенные числа	Первичная оценка		
Фамен	1,8	(5 или 6)	1,1	(9)	1,4	(14)			1,0	1,4
Фран	1,5	(4 или 5)	1,0	(8)	1,6	(16)			0,6	1,2
Живет	1,0	(3)	1,3	(10)	1,8	(18)			1,3 {	1,2
Эйфель	1,0	(3)	1,3	(10)	1,2	(12)				1,0
Эмс	1,0	(3)	0,6	(5)	2,0	(20)			0,7	1,0
Зиген	0,7	(2)	1,3	(10)	0,4	(4)			2,0	0,8
Жедин	1,0	(3)	1,0	(8)	1,2	(12)			0,6	0,8
Пржидол	0,3	(1)	0,5	(4)	0,5	(5)				0,5
Лудлов	1,0	(3)	1,0	(8)	1,2	(12)			2,0 или 7,0 {	1,0
Венлок	0,3	(1)	1,5	(12)	1,2	(12)				0,9
Лландовери	0,7	(2)	2,0	(16)	2,5	(25)				1,9
	0,3	меньше								
Ашгилл					1,0	(10)	1,0	(1)		1,0
Карадок							2,5	(2 или 3)		2,0

Примечание, сделанное при корректировании книги: Уильямс [264] приводит следующие оценки: для ашгилла 1,0 (сокращенное число), 1,0 (первичная оценка) и для карадока 1,5 (сокращенное число) и 1,5 (первичная оценка).

у Хауса; по конодонтам — у Клаппера; по тетракораллам — у Оливера; по трилобитам — у Ормистона; по трилобитам ордовика — у Уиттингтона; по брахиоподам ордовика — у Уильямса [18]. Все эти ученые производили расчеты с большим нежеланием (каждый получил бланк, на котором он должен был дать оценку относительной продолжительности стратиграфических единиц, основываясь на собственном опыте). Результаты этого опроса приведены в табл. 2. Относительные оценки, представленные каждым палеонтологом, автор усреднил (там где было указано «от...до»), а затем сократил, приняв одно из относительных чисел за единицу (произвольная процедура; если ее изменить, может несколько, но не столь значительно, измениться общая картина). Далее были вычислены средние значения этих сокращенных чисел и получена оценка длительности относительной единицы. Обратите внимание, насколько лучше согласуются между собой данные самих палеонтологов, чем данные, полученные при сравнении «продолжительности относительной палеонтологической единицы» (среднее из мнений всех палеонтологов) или индивидуальные точки зрения, установленные по осадкам, оценка которых сделана Харландом [116].

И наконец, следует указать, что подобная калибровка относительной временно́й шкалы с помощью ископаемых подразумевает, что длительные изменения в световом потоке, количестве пищи или других важных переменных, эквивалентные серьезным изменениям скорости эволюции, по значимости намного уступали влиянию величины популяции.

Различие величины популяций на платформах и континентальных шельфах

Уже упоминалось о возможных причинах расхождения во взглядах экологов, изучающих биоты современных континентальных шельфов, и палеонтологов, исследующих платформенные отложения древних эпиконтинентальных морей. Одна из явных причин разногласий кроется в сильных различиях крутизны склонов и общей площади в этих двух обстановках. Большинство современных континентальных шельфов сравнительно узки и сильно наклонены в сторону моря (по меньшей мере несколько сотен футов на расстоянии нескольких сотен миль). Уклон же многих древних платформ не превышал, а возможно, был намного менее нескольких сотен футов на несколько тысяч миль. Эти различия приводят к тому, что на современных континентальных шельфах популяции будут гораздо меньше по размеру (судя по площади), чем приуроченные к тем же интервалам глубин популяции более обширных древних платформ. Это в свою очередь затрудняет оценку относительной величины популяций на современных континентальных шельфах по сравнению с оценкой величины популяции тех же глубин на древних платформах. Поэтому в принципе понять значение размеров популяций для условий современных континентальных шельфов должно быть труднее, чем для условий древних платформ. Следовательно, в современных условиях могут иметь место иные факторы, действие которых неправильно приписывается размеру популяции из-за ошибок в определении площади, занимаемой популяцией. Такие же сложности возникают при попытках определить площадь распространения популяций в геосинклинальных условиях в прошлом.

Некоторые соображения по поводу разнообразия

Несмотря на то что мы уже много говорили о таксономическом разнообразии как об очень ценном критерии при палеоэкологических исследованиях и изучении эволюции [63], необходимо сделать еще кое-какие замечания. Действительно, вполне очевидно (учитывая влияние посмертного переноса и смешения раковин, приводящих к нарушению естественного разнообразия

прижизненных комплексов), что популяции ископаемых организмов покажут большие различия в таксономическом разнообразии. Из всего обилия информации лишь незначительная часть была использована в качестве основы для получения выводов, необходимых, чтобы подтвердить или отвергнуть различные гипотезы, обсуждавшиеся Бретски и Лоренцем.

Сандерс [217] указал на очевидный факт, что таксономическое разнообразие во всех обстановках уменьшается, если какой-нибудь один физический фактор отклоняется от нормы. Иначе говоря, как только появляются условия чрезмерно высокой или низкой солености, низкого содержания кислорода, недостатка питательных веществ и т. д., можно ожидать прогрессивного уменьшения таксономического разнообразия и в конце концов абиотических условий. Кроме того, Сандерс отмечал, что большие колебания любого физического параметра также уменьшают таксономическое разнообразие независимо от регулярности или нерегулярности таких колебаний. Джексон [129] приводит данные по мелководным двустворчатым моллюскам, которые хорошо согласуются с выводом о том, что сильные колебания окружающих условий в зоне литорали коррелируются с наличием небольшого количества видов. Этот вывод подверждается также данными Сандерса. Для выражения этой мысли здесь используется термин «ограниченность» (restrictiveness). Например, условия подвижных вод или повышенной солености параллелизуются с низким таксономическим разнообразием (сообщества *Kirkidium* и *Prosserella*).

Сандерс и Хесслер [218] опубликовали данные о таксономическом разнообразии полихет — двустворчатых моллюсков в глубоководных и мелководных морях. Они собирали образцы с помощью «якорной драги», которую волокли через верхний слой осадков на большой глубине. В результате они установили более высокое таксономическое разнообразие полихет и двустворчатых моллюсков в глубоководных образцах, чем в условиях эстуариев северных рек, мелководья северных морей, эстуариев и морского мелководья в тропиках. Таким образом, они пришли к заключению, что глубоководные полихеты и двустворчатые моллюски имеют значительно большее разнообразие таксонов, чем мелководные полихеты и двустворчатые моллюски, живущие на таких же субстратах (мягкие, мелкозернистые осадки). Они также заключили, что существует и ранее существовало «постоянство физических условий..., длительная физическая стабильность в глубоких районах моря», которая «способствовала экстенсивным биологическим взаимодействиям и приспособлению бентических форм, что привело к разнообразию фауны этого района». Они выделили еще одну группу условий «физически неустойчивых», когда «физические условия изменяются в широких пределах и не поддаются прогнозу», а «организмы подвержены сильным физиологическим стрессам».

К физически устойчивым они относят условия глубоководного бентоса, тропического мелководья и влажных тропических лесов. К физически неустойчивым — условия заливов с водой крайне повышенной солености, временных водоемов и «определенные условия мелководья северных морей и эстуариев рек», которые «приближаются к таким условиям». Фактические доказательства «физической устойчивости» глубоких морей, тропического мелководья и тропических влажных лесов отсутствуют, равно как и доказательства физической неустойчивости северных мелководных морей и эстуариев, временных водоемов и условий крайне повышенной солености. Сандерс и Хесслер допускают, что полихеты, собранные в глубоких участках моря и характеризующиеся очень высоким таксономическим разнообразием, относятся к одному сообществу или группе очень сходных, близко родственных сообществ. Если предположить, что «якорная драга» собрала значительное разнообразие сообществ из мягких мелкозернистых осадков, то, возможно, такое таксономическое разнообразие является результатом гораздо большего числа сооб-

ществ, чем это наблюдается в образцах из мелководья, и эти различные сообщества на самом деле могут представлять большое разнообразие условий обитания в глубоководных морях, ранее не изучавшихся, но экологически очень важных. Однако необходимо указать, что ни один из представителей раннепалеозойской раковинной фауны, изученной до настоящего времени, не имеет никаких доказательств глубоководного происхождения в том смысле, в каком понимают его Сандерс и Хесслер [218]. Вся изученная бентическая фауна раннего палеозоя относится к условиям мелкого шельфа (в понимании Сандерса и Хесслера).

Бретски и Лоренц [63] на основе заключений Сандерса и Хесслера [218] сделали ряд дополнительных выводов о том, что большое таксономическое разнообразие непосредственно связано с физически устойчивыми условиями, а небольшое таксономическое разнообразие — с физически неустойчивыми условиями среды (экстремальность какого-либо физического фактора и/или непредсказуемость какого-либо физического фактора). Бретски и Лоренц приводят свидетельства в пользу устойчивых условий среды (в понимании Сандерса и Хесслера [218]), для которой характерны таксоны, имеющие небольшую генетическую изменчивость и поэтому характеризующиеся гомоселекцией и низким полиморфизмом, узкой нишей, провинциализмом и тенденцией к видообразованию. Данные, подтверждающие основное предположение о небольшой генетической изменчивости в стабильных условиях, без которых выводы о гомоселекции, низком полиморфизме, пониженном гомеостазе и тенденции к видообразованию не могут считаться достоверными, очень немногочисленны. Противоположные выводы, относящиеся к видам, обитающим в неустойчивой среде, также подтверждаются весьма немногочисленными данными. Концепция Бретски и Лоренса о генетической изменчивости, хорошо коррелирующейся с фенотипической изменчивостью и изменчивостью окружающей среды, подтверждается дополнительными данными, представленными Левинтоном [161, 162]. Доказывая с помощью экспериментальных данных связь между генетической изменчивостью, фенотипической изменчивостью и изменчивостью условий среды, Бретски и Лоренц не рассматривают при этом влияния на скорость эволюции величин популяций, члены которых скрещиваются между собой. Бретски и Лоренц считают, что в популяциях одинаковой величины скорость эволюции будет регулироваться степенью генетической изменчивости. Но в природе мы обнаруживаем, что популяции имеют самые различные величины. Результаты палеонтологических исследований, представленные в этой статье, показывают, что влияние величины популяции на скорость эволюции намного больше, чем предполагаемое влияние генетической изменчивости (судя по интерпретации фенотипической изменчивости среди ископаемых организмов и установленной изменчивости окружающей среды). В принципе выводы Бретски и Лоренца можно было бы проверить с помощью ископаемых, если изучать популяции одинаковых размеров во времени, но этого еще не сделано. Однако наши данные не дают оснований сомневаться в том, что их выводы распространяются на скрещивающиеся популяции одинаковых размеров, если их рассматривать во времени. Валентайн и др. [251] и Айала и др. [277] получили еще более убедительные доказательства, что устойчивость условий среды не обязательно коррелируется с небольшой генетической изменчивостью (они обнаружили высокую степень гетерозиготности в тропическом виде *Tridacna*!).

Гоох и Шопф [107] обнаружили сильную генетическую изменчивость у некоторых глубоководных беспозвоночных. Их выводы сильно противоречат данным Бретски и Лоренца [63], которые предполагают, что глубокие участки моря должны быть районом небольшой генетической изменчивости из-за предполагаемой высокой «устойчивости среды». Однако, предположение о «высокой устойчивости среды» на глубоководье, как указали в качестве возражения Гоох и Шопф [107], само основывается главным образом на допу-

щениях. О факторах окружающей среды, играющих важную роль в жизни бентических беспозвоночных, обитающих на дне глубоководных морей, мы знаем очень мало. То, что глубоководный бентос обилен и разнообразен, как указали Хесслер и Сандерс [120], не подлежит сомнению, но вопрос о том, является ли окружающая его среда «устойчивой» или однообразной, остается открытым. Поэтому еще слишком рано говорить о хорошей корреляции устойчивости среды обитания с генетической устойчивостью. Гоох и Шопф не уточняют, относятся ли их коллекции к сообществам с большим разнообразием таксонов или нет. Если речь идет о сообществах с большим разнообразием таксонов, то по их данным можно предполагать, что высокая степень гетерозиготности не обязательно коррелируется с малым разнообразием таксонов. Во всяком случае, данные Гооха и Шопфа заставляют пересмотреть выводы Бретски и Лоренца о том, что глубоководная фауна (с большим разнообразием таксонов, как предполагают Бретски и Лоренц вслед за Хесслером и Сандерсом [120]), будет в большой степени гомозиготной и что высокое таксономическое разнообразие поэтому хорошо коррелируется с сильной гомозиготностью.

Выводы, к которым мы пришли в нашей книге (см. раздел «Биогеографическая статистика»), о большей продолжительности жизни «космополитов», т. е. их более низкой скорости эволюции, предполагают, что современные космополитные таксоны послужили бы более удобным материалом для генетических экспериментов типа проведенных Левинтоном [162], Гоохом и Шопфом [107] и Айалой и др. [277], если бы кто-то захотел проверить выводы Бретски и Лоренца [63] о связи сильной генетической изменчивости с низкой скоростью эволюции. Гоох и Шопф ставят под сомнение корреляцию слабой генетической изменчивости с большими глубинами, а Левинтон [162] не согласен с их выводами. Данные Валентайна и др. противоречат мнению о наличии корреляции сильной генетической изменчивости с неустойчивыми условиями среды (они считают, что *Tridacna* обитает в очень устойчивой среде) [19]. Ясно, что у нас нет достаточной информации о генетической изменчивости и различных факторах среды и скорости эволюции, чтобы уже сейчас сделать определение и правильные выводы [20].

Даже если данные, содержащиеся в этой книге, не позволяют сделать никаких других выводов, они все-таки доказывают, что сообщества, обитающие в подвижных водах и характеризующиеся небольшим таксономическим разнообразием, представляют собой примеры как быстрой, так и медленной таксономической, кладогенетической и филетической эволюции (сообщества *Kirkidium* и *Pentamerus*, с одной стороны, и сообщество *Stricklandia* — с другой). Внезапное увеличение скорости возникновения хонетид (рис. 17) в нижнем девоне и последующее замедление в среднем девоне не коррелируются ни с какими переходами от неустойчивых сообществ к устойчивым и обратно. У нас нет причин считать, что условия обитания сообщества *Eocoelia* с малым разнообразием таксонов, характеризующегося быстрой филетической эволюцией, были более устойчивыми, чем те, в которых обитало встречающееся одновременно с ним сообщество *Pentamerus* с малым таксономическим разнообразием, для которого характерна медленная таксономическая и филетическая эволюция. Факт небольшого таксономического разнообразия в обоих сообществах не согласуется с тезисом Бретски и Лоренца о том, что низкое таксономическое разнообразие указывает на незначительную тенденцию к видообразованию (в отношении *Pentamerus* мы согласны, а в отношении *Eocoelia* — нет!). Заключение Бретски и Лоренца, что популяции с высоким таксономическим разнообразием (устойчивые) являются «провинциальными», а популяции с низким разнообразием (неустойчивые) —«космополитами», наблюдениями не подтверждено. По-видимому, оно выведено из предположения о генетической изменчивости и дополнительных данных по бентосному комплексу 1 (относящемуся, по их мнению, к «неустойчивой» среде

[60]), в который входят некоторые таксоны, не подвергавшиеся эволюции, в частности лингулоиды и беллерофонтиды. К сожалению, недостаток внимания к морфологии и таксономии палеозойских лингулоид и прибрежных беллерофонтид делает заключение об их таксономической и эволюционной стабильности всего лишь предположением. Прекрасным примером, который прямо противоречит выводу Бретски и Лоренца [63] о том, что малое разнообразие связано с космополитизмом и медленным видообразованием, являются девонские мутатионеллинидные теребратулоидные брахиоподы бентосного комплекса 2. Здесь мы видим однотаксонные сообщества брахиопод (*Pleurothyrella*, *Scaphiocoelia*, *Cloudella*, *Mendthyris*), встречающиеся в прибрежном районе мелководья и имеющие признаки быстрой таксономической и кладогенетической эволюции (рис. 20) и высокого провинциализма. Информация о центронеллидах, и рипидотиридах и реноренселеридах, суммированная на рис. 21, также противоречит выводам Бретски и Лоренца. На рис. 36 суммированы данные, взятые из гл. 6, часть II, которые показывают, что космополитные долгоживущие таксоны встречаются обильно как далеко от берега, так и поблизости от него. Многие космополиты, рассмотренные при составлении рис. 36, встречаются в сообществах с высоким таксономическим разнообразием, хотя многие встречаются также в сообществах с небольшим разнообразием таксонов. Например, глубоководное сообщество *Notanoplia*, относящееся к бентосному комплексу 5, включает очень мало таксонов и в то же время является высокопровинциальным!

Если принять концепцию, что более удаленные от берега, глубоководные приуроченные к «устойчивым» фациям таксоны эволюционируют быстрее

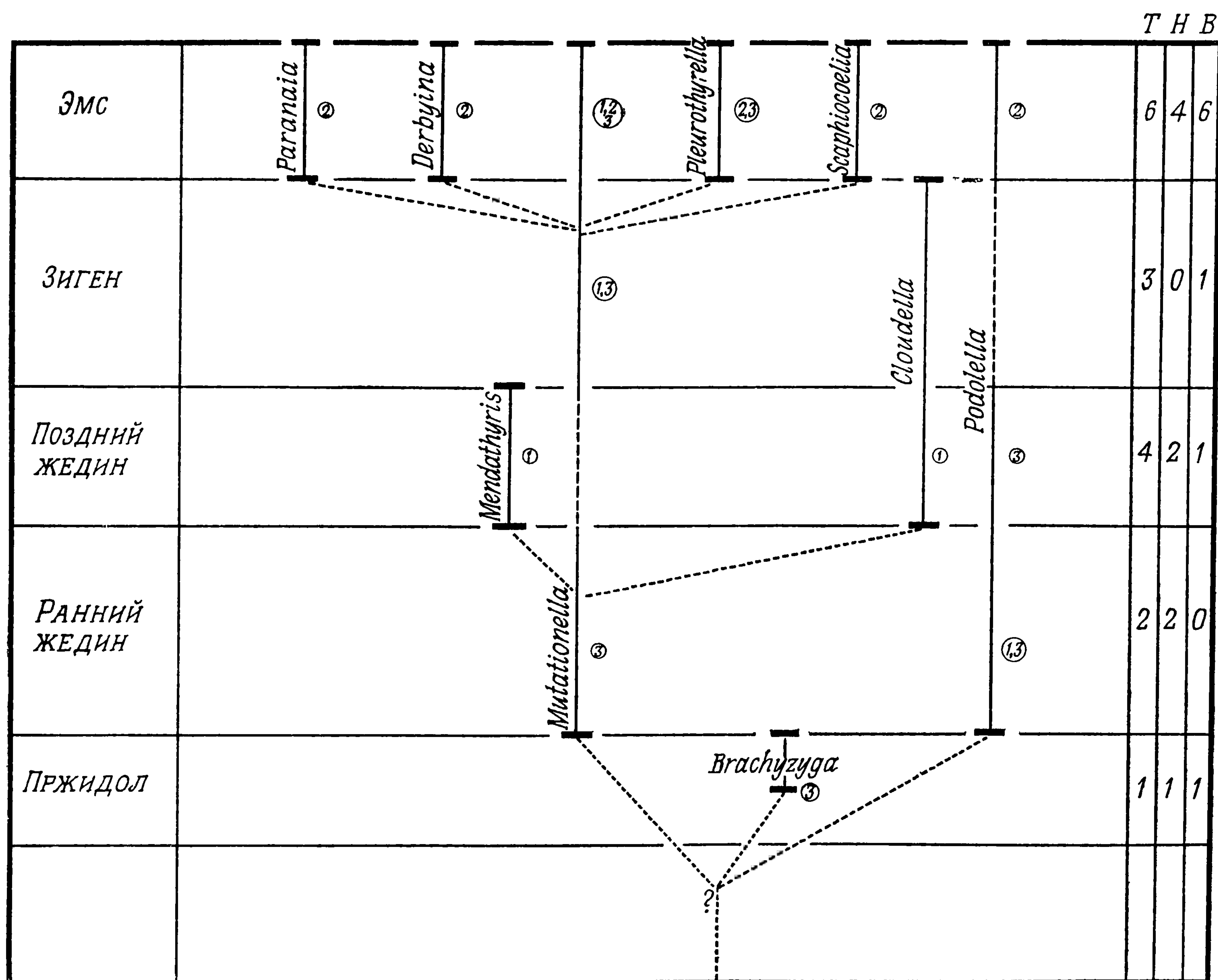


РИС. 20. Эволюция и распространение мутатионеллидных брахиопод в раннем девоне.

Цифры в кружочках: *1* — Восточно-Американское царство; *2* — Мальвинокаффрское царство; *3* — царство Старого Света; *Т* — количество таксонов в единицу времени; *Н* — количество новых таксонов в единицу времени; *В* — количество вымерших таксонов в единицу времени.

то как можно объяснить, используя биомеры Палмера, медленную эволюцию кембрийских трилобитов?

По мнению Кауфмана [письменное сообщение, 1973], «...глубоководные таксоны являются более космополитными, чем мелководные»; из этого следует, что заключение Бретски и Лоренца о том, что космополитизм является отражением так называемой стабильности и темпа эволюции, не находит подтверждения в глубоких океанах (имеющиеся данные относятся к мелководному шельфу) [21].

Нахождение раннепалеозойских морских беспозвоночных, тем или иным путем тесно связанных с дном, указывает, что ключевым фактором в достижении низкого таксономического разнообразия является ограниченность («неустойчивость» по Бретски и Лоренцу, [61]) среды (рис. 3—10, см. также гл. 6, часть II). Ограниченность условий обитания может быть вызвана различными причинами. Ясно, что степень ограниченности может быть связана со степенью изменчивости одного или ряда факторов, таких, как соленость, бурность, содержание кислорода, обнаженность литорали и т. д., или обусловлена сочетанием условий, которые в комплексе образуют очень специализированную среду. Например, на определенном типе донных осадков, на определенной глубине (в зависимости от сочетания других факторов) могут быть развиты либо весьма специализированные обстановки с низким таксономическим разнообразием, либо неспециализированные обстановки с относительно высоким таксономическим разнообразием.

Данные по силуру — девону, суммированные на рис. 3—10 и в гл. 6, часть II, наводят на мысль, что фауны, живущие в «нормальных» морских условиях могут либо иметь, либо не иметь высокое таксономическое разнообразие. Например, сообщество *Dicaelosia — Skenidioides* бентосного комплекса 4 характеризуется высоким разнообразием, в то время как сообщество *Notanoplia* бентосного комплекса 5 — малым разнообразием. Однако мы находим, что, когда физические условия, отклоняющиеся от «нормальных», приобретают особый характер, происходит немедленное уменьшение разнообразия, независимо от того, действуют ли дополнительные условия предсказуемым или непредсказуемым образом, без колебаний или с широкими колебаниями. Например, сообщества бурных вод (*Pentamerus*, *Kirkidium* и другие); сообщества вод с повышенной соленостью (*Prosserella*); сообщества солоноватых вод (Hughmilleridae — Stylonuridae); сообщества бентосного комплекса 1, которые могут находиться в верхней части литорали (лингулиды — орбикулиды, ринхонеллиды), являются малоразнообразными. Мы обнаруживаем повсеместное общее увеличение таксономического разнообразия по мере удаления от прибрежного района обитания бентосного комплекса 1, если продолжается «нормальная» обстановка и если не встречаются различные ограничения условий обитания. Во всяком случае, это общее увеличение разнообразия приложимо к наблюдениям Сандерса и Хесслера [218], относящимся к диапазону условий от мелководных до глубоководных. Возможно, что увеличение разнообразия с удалением от береговой линии в «нормальной» фации является результатом влияния ограничивающих факторов, связанных с близостью береговой линии и мелководьем, постепенное исчезновение которых приводит к возникновению более «устойчивой», т. е. менее ограниченной, среды.

Информацию, представленную на рис. 36, *б*, можно использовать для того, чтобы показать тенденцию уменьшения таксономического разнообразия от бентосного комплекса 3 к комплексам 4 и 5, особенно касающуюся провинциальных таксонов. Но мы этого не делаем, потому что гораздо больше однотаксонных сообществ относится к комплексу 3, чем к комплексам 4 или 5. Если мы обратимся к распределенным по разным глубинам планктонным ассоциациям («сообществам»?) акритарх [108, 109], граптолитов [20] и конодонтов [225], то мы найдем прекрасные доказательства увеличения

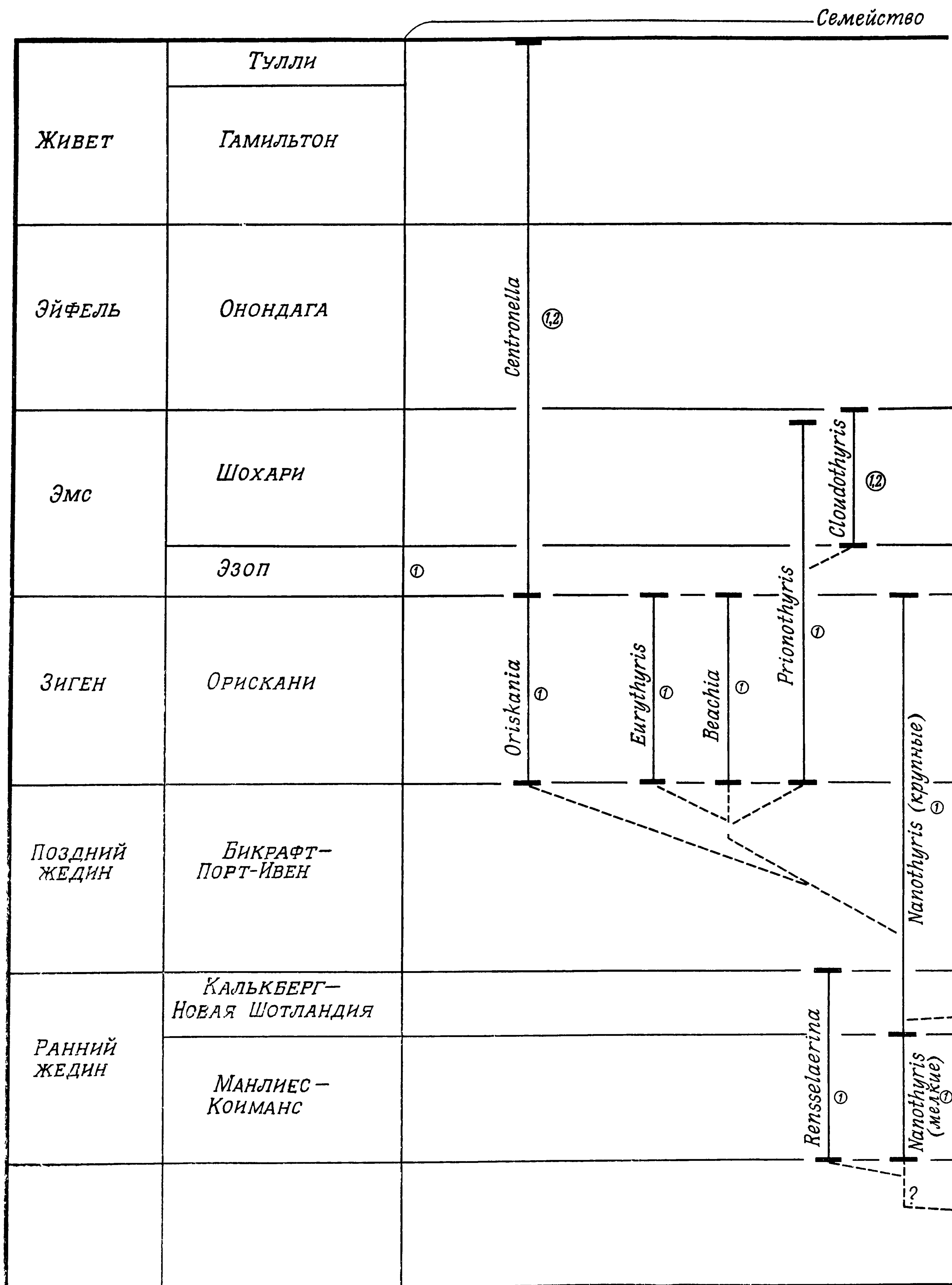
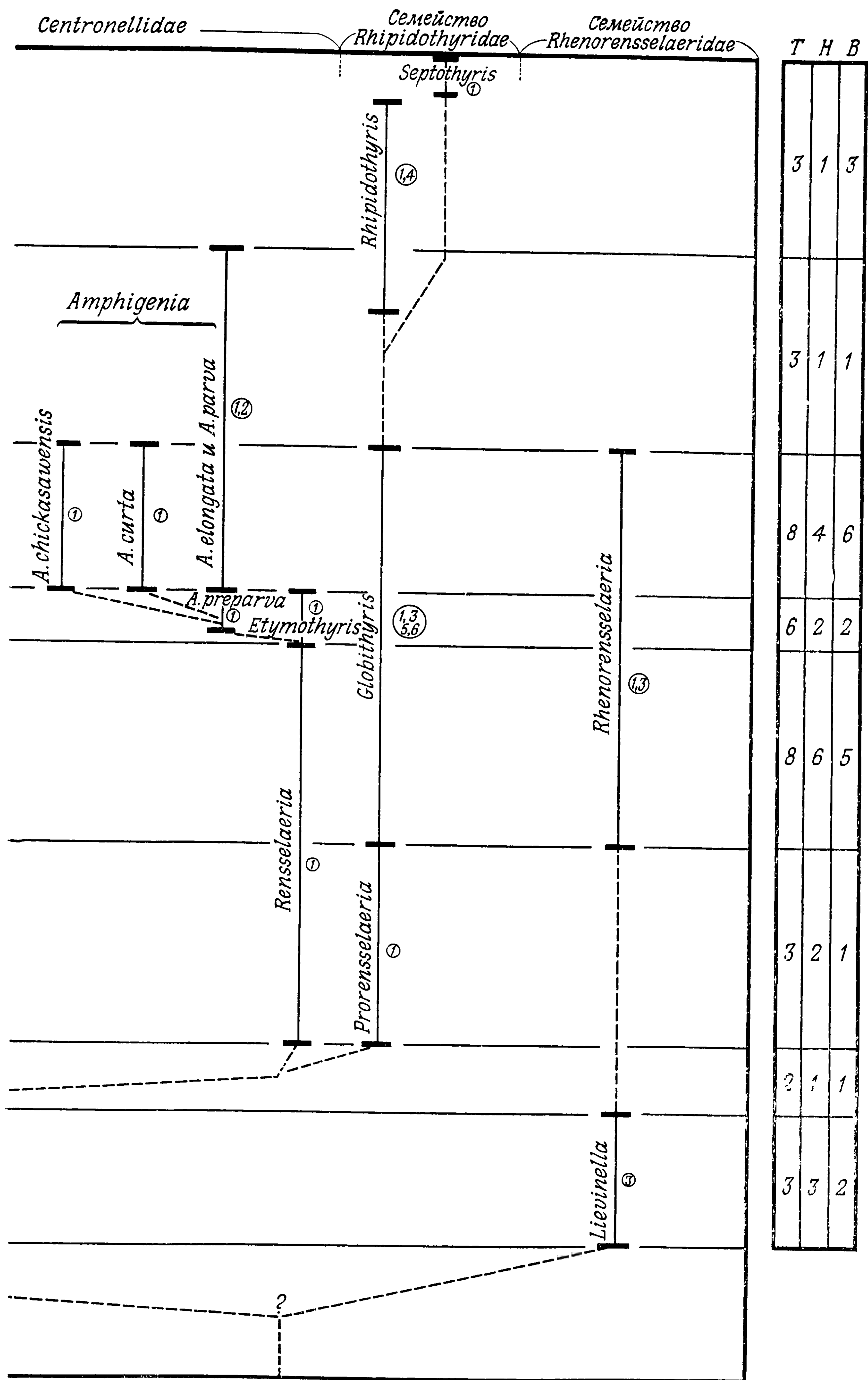


РИС. 21. Эволюция и распространение центронеллид, рипидотерид и реноренсселе

Обратите внимание на быстрое снижение скорости таксономической и кладогенетической эволюции Эти изменения соответствуют увеличению размеров площади, занятой Восточно-Американским царством распространению фауны. Цифры в кружочках: *1* — субпровинция Аппохимчи; *2* — Колумбийско-нокаффрское царство; *6* — Тасманская область; *Т* — число таксонов на единицу времени; *Н* — число



ридных теребратулоидных брахиопод в раннем и среднем девоне [77, с изменениями].
вблизи границы эмс — эйфель и на соответствующее увеличение скорости окончательного вымирания.
и снижению провинциализма в масштабе земного шара, т. е. разрушению барьеров, препятствующих
Амазонская субпровинция; *3* — Рейнско-Чешская область; *4* — Кордильерская область; *5* — Мальви-
новых таксонов на единицу времени; *В* — число вымерших таксонов на единицу времени.

разнообразия фауны по мере увеличения глубины (в понимании Сандерса и Хесслера это — относительное «мелководье»), но четкая количественная оценка этой закономерности не установлена. Олдридж [3] таким же способом (по увеличению разнообразия с удалением от берега) установил глубинную зональность по конодонтам лландовери. Данные Хэллема [112] о распределении аммонитов в юрских отложениях можно легко интерпретировать как явление стратификации по глубине, с более богатым разнообразием таксонов на большей глубине, чем на мелководье (Скотт [223] высказал аналогичное предположение в отношении аммонитов в меловых отложениях Техаса).

В связи с таким очевидным увеличением таксономического разнообразия, наблюдаемого в «нормальных» фациях, недавние исследования [18, 20, 108, 109, 225], показывающие, что распределение по глубине было столь же заметно (рис. 16) среди планктонных организмов раннего палеозоя, как и среди современного планктона, помогут нам лучше понять связь разнообразия фауны с наличием пищевых запасов. Можно с полным основанием предсказать возможность корреляции между увеличением разнообразия сестонофагов, потребляющих вещества, извлеченные из планктона, и увеличением разнообразия планктона, опускающегося на дно сквозь толщу воды, являющегося следствием распределения по глубине (от мелких к глубоким водам). Большее разнообразие (хотя не обязательно обилие) стратифицированного по глубине планктона можно наблюдать по мере удаления от берега на глубину, но это потенциальное увеличение разнообразия не обязательно коррелируется с большим разнообразием организмов, питающихся взвешенными в воде частицами, несмотря на то что последние весьма специализированы в смысле пищи.

Весьма важным регулятором таксономического разнообразия могут оказаться хищники [335, 203, 329, 338]. В литоральной зоне количество хищников должно быть меньше (из-за более суровых условий среды), чем в сублиторальных обстановках. Поскольку большинство хищников обладает специфическими «вкусами» [338, 276], следует полагать, что меньшее число таксонов хищников позволит нехищникам более ожесточенно «сражаться» друг с другом, в результате чего победу одержат более сильные и уменьшится число жизнеспособных таксонов. В отличие от этого большая численность хищников приведет к уменьшению количества их жертв и обеспечит существование других нехищников, которые обычно не смогли бы процветать из-за борьбы за пищевые ресурсы.

Валентайн [249] указывал, что высокие или низкие температуры недостаточно хорошо определяют тенденцию к разнообразию. Он подчеркивал, что пространственная гетерогенность (в основном, количество ниш, т. е. число сообществ) в пределах региона является главным фактором при регулировании регионального разнообразия. Самым важным регулятором разнообразия он считал стабильность трофических пищевых ресурсов. Короче говоря, Валентайн [250] пришел к выводу, что слабое разнообразие хорошо коррелируется с богатыми пищевыми ресурсами или с условиями неустойчивости этих ресурсов, а высокое разнообразие хорошо коррелируется с бедными пищевыми ресурсами или с условиями их стабильности. Выводы, полученные Валентайном, соответствуют данным Сандерса и Хесслера [218] о разнообразии в условиях глубокого моря (большое разнообразие, бедность пищевых ресурсов и их стабильность) и на мелководье (небольшое разнообразие, богатые пищевые ресурсы и их неустойчивость). Не отвергая общую применимость выводов Валентайна для больших районов, автор полагает, что для случаев разнообразия сообществ ограниченного масштаба необходимо в равной степени рассматривать все факторы, которые могут как-то ограничить разнообразие в тех условиях среды, в которых обитает данное сообщество.

Гибсон и Бузас [105] изучали проблему таксономического разнообразия современных и миоценовых фораминифер Северной Атлантики на образцах,

собранных на северных и южных глубоководных и мелководных участках. Они пришли к выводу, что большому и малому разнообразию таксонов нельзя дать простого объяснения с позиции гипотез временно́й стабильности или климакса. Их данные серьезно противоречат гипотезе стабильности во времени Сандерса [217] и гипотезе климакса, высказанной Маргалефом [170]. Их выводы также противоречат взглядам Хесслера и Сандерса о том, что увеличение разнообразия означает устойчивость условий, если относительная устойчивость характерна для глубоких холодных вод и теплых вод мелководья. Эта информация в свою очередь ставит под сомнение выводы Бретски и Лоренца [63], которые в большой степени основаны на концепции устойчивости во времени.

Если мы хотим полностью оценить влияние среды обитания на таксономическое разнообразие, то необходимо нанести на таблицу требования к среде (возможно большее число факторов) для возможно большего числа таксонов из возможно большего числа фаун. Когда такая таблица будет составлена, мы сможем лучше определить значение условий среды для ряда таксонов, входящих в сообщество. Нет оснований считать, что поспешное отнесение условий глубокого моря или влажных тропических лесов к «устойчивым» (главным образом из-за их предполагаемых небольших температурных перепадов) по сравнению с другими средами обитания является правильным.

Наиболее уязвимое место в концепции Бретски и Лоренца [63] о корреляции большого таксономического разнообразия в силуре — девоне с быстрой эволюцией состоит в следующем. Самыми многочисленными таксонами брахиопод в силуре — девоне были определенные роды-космополиты: *Atrypa*, *Leptaena*, *Skenidioides* и *Nucleospira* (и многие другие). Помимо того что они наиболее многочисленны по числу особей, эти таксоны, а также другие таксоны такого же типа имели наиболее широкое географическое распространение в течение большой части силура — девона. Далее, эти же таксоны имели наибольшую продолжительность жизни в силуре — девоне. Эти роды также встречаются в сообществах с большим разнообразием таксонов, обитающих ниже литоральной зоны и принадлежащих к бентосным комплексам 3—5 вместе с таксонами, имевшими менее широкое распространение, как географическое, так и во времени. Отсюда следует, что большое разнообразие этих многочисленных космополитных таксонов, которые продолжали существовать в течение очень длительных периодов времени, коррелируется с очень медленной эволюцией (очевидно, существует корреляция между большой величиной популяции и низкой скоростью эволюции). Поэтому вывод Бретски и Лоренца о прямой зависимости между этими характеристиками неприемлем для брахиопод силура — девона. (Изученные Бретски позднеордовикские брахиоподы слишком ограничены во времени и пространстве, чтобы можно было распространить отмеченные выше взаимоотношения на весь ордовик. Более широкое ознакомление с остатками организмов в ордовикских отложениях всего мира показывает, что общая картина по ордовику несколько отличается от картины по силуру — девону. Брахиоподы не изменили свое таксономическое разнообразие на границе ордовика и силура!)

Данные, представленные на рис. 36, *А* и *Б* (см. также главу «Биогеографическая статистика»), показывают, что процент космополитных таксонов остается примерно постоянным как вблизи, так и вдали от побережья. Явной тенденции изменения от прибрежных более космополитных таксонов к удаленным от берега менее космополитным таксонам не существует. Если космополитизм и что-то говорит об «устойчивости среды обитания» (как считали Бретски и Лоренц), то только не в этой ситуации. Поэтому мы вынуждены сделать вывод, что либо по мере удаления от берега не происходит никакого изменения «устойчивости среды обитания», либо что космополитизм не связан непосредственно с «устойчивостью среды обитания» [22].

Комментарии Уиттейкера [263] относительно разнообразия растений

в тропических влажных лесах и пустыне Сонора позволяют провести аналогию с морскими беспозвоночными. Богатый разнообразной растительностью тропический лес характеризуется исключительно большим числом биологических ниш, равно как и тропический коралловый риф. В условиях кораллового рифа и тропического влажного леса легче всего проверить теорию взаимной зависимости флоры и фауны. Однако, богатая флора пустыни Сонора имеет, возможно, больше общего с донными бентическими фильтраторами, для которых биотическая взаимная зависимость в больших масштабах не столь вероятна, как в тропическом влажном лесу или на коралловом рифе. Возможно, мы рассматриваем разные концы спектра зависимость — независимость!

Воспользовавшись моделью органической эволюции Уиттейкера в условиях разнообразия сообществ, для которой он в качестве примера брал влажные леса, можно предположить, что во времена устойчивого космополитизма донные бентические раковинные фауны мира должны были увеличивать свое разнообразие по мере разделения пищевых ресурсов в процессе органической эволюции. Для этого процесса, вероятно, потребовалось много времени. И все-таки мы почти не находим доказательств того, что такое увеличение разнообразия имело место, или, если оно действительно происходило, верхний предел таксономического разнообразия должен был быть сравнительно невысоким.

В донном сообществе силура — девона максимальное число таксонов замковых брахиопод приближается к двадцати. Это дает основание предполагать (при отсутствии тенденций заметного увеличения с течением времени общего числа таксонов брахиопод, характеризующих донные сообщества), что повышение разнообразия вследствие разделения пищевых ресурсов, сопровождавшего органическую эволюцию, не было главным фактором в то время, а возможно, и в другие отрезки времени. Донные бентические таксоны и сообщества, в которых они встречаются, могут несколько отличаться своими функциями от рифовых сообществ [23].

И наконец, при рассмотрении роли таксономического разнообразия в пределах отдельных ископаемых сообществ обычно руководствуются данными по ископаемым из отдельных слоев, отдельных обнажений или отдельных закартированных площадей. Этот метод — довольно подробное изучение сравнительно небольшой пробы — параллелизуется с методом опробования, которым пользуются современные экологи (но не с «якорным драгированием», предложенным Сандерсом и Хесслером [218]), по крайней мере в отношении мелководного морского бентоса. Однако палеонтолога подстерегает опасность упустить из виду или неправильно истолковать основные зависимости, если он не воспользуется пробой, характерной для всего континента, хотя они и далеко не так хорошо проявлены, как зависимости в отдельном слое или обнажении. Все это снова сводится к старой проблеме определить, выражают или не выражают корреляции, наблюдаемые в небольшой пробе, причинные связи или это простое совпадение. Чтобы исключить возможность совпадения, этот вопрос лучше всего решить путем максимального увеличения пробы. Разумеется, следует пользоваться тем и другим методом!

Что такое «стабильность среды обитания»? Выше мы уже много говорили о стабильности окружающей среды как об очень важном факторе, влияющем на таксономическое разнообразие и на скорость эволюции (обсуждение этого заключения и ссылки на последние работы в области экологии и палеонтологии приведены в работе Бретски и Лоренца [63]). Космополитные таксоны можно рассматривать как приспособившиеся к нестабильным условиям. Из рис. 36 ясно, что большой (относительно постоянный) процент космополитов встречается везде — от бентосного комплекса 2 до комплекса 5. Отсюда следует, что эти районы должны включать площади с неустойчивой внешней средой (широко распространенные во времени и пространстве). И все-таки

ясно, что разнообразие факторов среды должно иметь резко выраженный градиент в крест распространения упомянутых комплексов. Что же это значит? Бретски и Лоренц [63], а также разделяющие их взгляды экологи предполагают, что большинство организмов будет реагировать на определенное сочетание условий окружающей среды, и относят их либо к устойчивым, либо к неустойчивым. Если космополитизм служит мерой неустойчивости окружающей среды, то, судя по бентосным комплексам 2—5, градиента стабильности не существовало.

Ввиду столь запутанной ситуации возникает вопрос, каким образом организмы реагируют на разные условия окружающей среды. Некоторые организмы, возможно, эволюционируют в направлении предъявления весьма особых требований (прекрасным примером служат рифовые биоты). Другие организмы могут развиваться в направлении совсем обычных требований, которые превышают или равны изменениям условий среды, имевшим место в обширном регионе. Таким образом, мы можем говорить об организмах, предъявляющих обычные требования к среде обитания и приспособившихся к небольшой площади (с широким общим спектром условий среды), а также об организмах, предъявляющих обычные требования к среде, но приспособившихся к очень большой площади (с еще более широким общим спектром условий обитания). Данные, суммированные на рис. 36, могут означать, что специалист допустит большую ошибку, если он примет, что формы с широким диапазоном условий обитания (generalists) будут ограничены площадями, на которых, как полагают, господствуют изменяющиеся неустойчивые условия среды. Подобные формы могут встречаться в обширных районах, включающих отдельные участки со сравнительно однородными стабильными условиями среды, варьирующими незначительно, несмотря на то что общий спектр сред обитания может быть очень широким. Это может произойти в том случае, если такими формами с широким диапазоном обитания считать космополитные таксоны. В этой связи нет ничего противоречивого в том, что организмы, приспособившиеся к узкому диапазону изменений окружающей среды, живут бок о бок с другими организмами, обладающими очень широкой приспособляемостью. Поэтому мы не можем говорить об особых условиях как о стабильных или нестабильных. Мы должны сказать, что они устойчивы (и благоприятны) или неустойчивы (и неблагоприятны) для того или иного организма. Если мы не примем этой точки зрения, то мы должны сделать вывод либо о том, что широко распространенные космополитные организмы являются показателями неустойчивой среды, которая каким-то образом совмещается с другими средами во многих местах, являющихся индикаторами очень устойчивых обстановок (многие провинциальные, быстро эволюционирующие таксоны), либо о том, что встречающиеся совместно космополиты и провинциалы ничего не говорят об устойчивости окружающих условий. Добжански [89] отмечал, что некоторые организмы специализируются на обитании в разнообразных условиях, тогда как другие привыкают к жизни в довольно специфических условиях. Космополиты, очевидно, образуют первую группу, высокоэндемичные формы — вторую группу, а большинство таксонов располагается в промежутке между ними.

Из рис. 36, *а* и *б* следует, что многие провинциальные организмы также характеризуются широкой приспособляемостью к среде обитания (хотя они и не способны преодолеть барьер или барьеры условий среды, являющиеся причиной существования провинциализма). Вообще же провинциалы (см. главу «Биогеографическая статистика») эволюционируют гораздо быстрее космополитов, но этот факт лучше коррелируется с размером популяций, а не с условиями среды.

Небольшое таксономическое разнообразие района литорали (бентосные комплексы 1—2) хорошо коррелируется с различными условиями среды (отличающимися от расположенных ниже литорали). Но следует ли считать эти

условия менее «стабильными», чем пресноводные условия, где таксономическое разнообразие еще ниже? Автор предпочитает рассматривать это прогрессивное уменьшение таксономического разнообразия как связанное скорее с прогрессивно более ограниченными, чем с неустойчивыми, условиями. Он считает, что район сублиторали является менее ограниченным с точки зрения условий среды для обитающих в воде организмов, чем заливаемый приливом район, и что условия эстуариев являются более ограничивающими, чем морские, а пресные воды — более ограничивающая среда, чем эстуарии [24]. Уиттейкер [263] очень осторожно затрагивает один из аспектов проблемы стабильности, отмечая, что такой «предсказуемо-непредсказуемый» параметр, как условия среды, можно считать устойчивым! Пришло время, когда термины «устойчивая среда» и «неустойчивая среда» должны быть проанализизированы с учетом особых физических факторов, наличествующих в каждой из них, а также изменений этих факторов, происходящих в различных временных масштабах (суточных, годовых и т. д.). Некоторые из этих физических факторов могут быть установлены на основании геологической летописи. Когда же мы будем наконец иметь всю эту информацию, мы сможем лучше понять корреляции, которые, как предполагают, существуют между многими организмами и окружающей их средой. Дальнейшее употребление упомянутых терминов будет вызывать раздражение, а не способствовать разрешению проблемы.

Зависимость между разнообразием, скоростью эволюции и климатом

Стели и др. [237, 238] собрали воедино все имеющиеся данные о таксономическом разнообразии как современных, так и ископаемых групп (пермские брахиоподы, меловые планктонные фораминиферы, герматипные кораллы от мезозоя до наших дней). Им удалось установить тесную зависимость между большим таксономическим разнообразием, высокой температурой, высокой скоростью возникновения новых таксонов (скорость таксономической эволюции) и тропическими широтами. На основе этого они делают вывод, что температура может иметь большое значение в увеличении скорости эволюции. Одновременно на примере герматипных кораллов они показывают, что важным фактором может являться также «эффект площади» (в более крупной Индийско-Тихоокеанской области обитает больше таксонов герматипных кораллов, чем в меньшей по площади области Атлантики, имеющей такие же температурные условия, хотя «больший» и «меньший» в данном случае относится к общим размерам этих областей, а не обязательно к фактическим площадям, занимаемым разными таксонами) [25].

Ньюэлл [191] идет несколько дальше Стели и др. [238], представляя доказательства, показывающие, что площадь обитания (а не только размеры двух областей) рифовых кораллов, раковинных моллюсков, морских ежей, рыб и ципреидных гастропод в Индийско-Тихоокеанской области по сравнению с Карибской намного больше, равно как и количество соответствующих таксонов. Данные Ньюэлла можно истолковать, предполагая бóльшую скорость видообразования в более крупной Индийско-Тихоокеанской области, чем в меньшей — Карибской. Однако делать такой вывод было бы преждевременно. Сначала надо уточнить фактическую величину популяции на единицу времени для этих двух областей. Но таких данных у нас нет. Мы здесь наблюдаем лишь, что тропические рифовая и связанная с рифами фауны исключительно богаты таксонами и что появившиеся недавно Панамский перешеек и ограниченная область Средиземного моря в конце третичного периода разделили эту тропическую область, которая прежде была непрерывной, на отдельные части.


Рис. 22

а — общее число родов на единицу времени (от карадока до фамена). Данные по таксонам, не встречающимся выше ашгилла, или не указанным в качестве возможных предков (рис. 27) послеашгиллских таксонов, были заимствованы из многочисленных источников. На графике они не показаны.
б — общее число родов, вновь появляющихся в единицу времени (ашгилл — фамен).
в — общее число родов, вымерших в единицу времени (карадок — фран).
г — относительная скорость (в %) появления новых родов на единицу времени (общее число новых родов на единицу времени, разделенное на общее число родов на единицу времени).
д — относительная скорость (в %) вымирания родов на единицу времени (общее число вымирающих родов на единицу времени, разделенное на общее число родов на единицу времени).
*е** — схематическое изображение трансгрессий и регрессий моря в единицу времени от карадока до фамена.
ж — схематическое изображение относительных изменений степени космополитизма и провинциализма фауны в интервале от карадока до фамена.
з — число сообществ донных замковых брахиопод в единицу времени от раннего лландовери до франа. Сплошная линия — число сообществ брахиопод, рассмотренных в гл. 6, часть II; пунктирная линия — число (оценка) нерассмотренных сообществ (прежде всего из биогеографических подразделений девона, не изученных детально, например из Уральской и Урало-Кордильерской областей).
и — относительная интенсивность и длительность орогении в интервале от карадока до фамена.
к — длительность и интенсивность континентального оледенения в интервале от карадока до фамена.
л — интенсивность образования доломита в морских условиях в интервале от карадока до фамена.
м — интенсивность и длительность образования платформенных морских эвапоритов в интервале от карадока до фамена.
н — схематическое изображение различной роли рифов и рифообразных построек (их обилие и географическое распределение) в интервале от карадока до фамена.
р. — ранний; *ср.* — средний; *п.* — поздний.
Графики *аа* — *дд* построены по тем же данным, что и графики *а* — *д*, приведенным в соответствие с относительной длительностью временных подразделений (последние заимствованы из табл. 2).

---

* Графики *е* — *н* отсутствуют в английском оригинале, хотя автор неоднократно ссылается на них.— *Прим. ред.*

Меньший размер и меньшее количество таксонов в Карибской области, возможно, будут хорошо коррелироваться с одинаковыми по размеру частями Индийско-Тихоокеанской области. Кауфман [142], однако, считает, что Панамский барьер начал каким-то образом влиять на морские организмы уже в меловом периоде. Естественно, что определить размеры популяций тропических рифовых и связанных с рифами сообществ гораздо труднее, чем размеры популяций древних платформ; намного труднее также определить величину популяций на лентообразных континентальных шельфах (с ними проще иметь дело, чем с меньшими по площади рифами). Таким образом, важно знать площадь, занимаемую каждым видом (площадь, как установлено, является прямой функцией величины популяции), а не количество видов на единицу площади. Стели и др. [238] достаточно осторожны, чтобы сделать вывод о влиянии повышенных температур тропиков на ускорение эволюции, хотя этот фактор может быть действительно важным. В свете наших выводов было бы очень интересно определить величину площадей, занимаемых разными рассмотренными здесь популяциями организмов, чтобы посмотреть, действительно ли меньше величины популяций в тропических широтах, чем в нетропических. Можно ожидать, что герматипные кораллы тропиков характеризуются гораздо более мелкими популяциями каждого таксона, чем нетропические формы. Стели и др. указывают также на гораздо более высокий процент космополитных таксонов в «холодных» условиях [238], чем в «теплых», и говорят о более медленной эволюции космополитов, которые, естественно, занимают гораздо большую площадь, чем эндемичные таксоны. Все эти данные хорошо согласуются с концепцией о зависимости скорости эволюции (таксономической, кладогенетической или филетической) от величины популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой, и о значительно менее важной роли других факторов. На примере герматипных кораллов было бы весьма интересно определить фактические размеры популяций разных таксонов, а не только площадь общего района, в котором они встречаются, т. е. закартировать площади сообществ, на которых встречается каждый таксон, и суммировать общую площадь[26].

Валентайну [248] удалось суммировать все факторы, оказывающие заметное влияние на увеличение разнообразия (на уровне семейств, родов и видов) в интервале от позднего мела до настоящего времени. Он отмечает значение увеличения провинциализма и климатической дифференциации и указывает, что увеличение разнообразия рифовых и донных организмов шло параллельно. Несмотря на то что фактическая география районов морского мелководья в позднем мелу — антропогене коренным образом отличалась от географии таких районов в силуре и девоне, основные регуляторы скорости таксономической, филетической и кладогенетической эволюций были одинаковыми.

Разнообразие сообществ ровного дна, скалистого дна, рифов и скорость эволюции

Учитывая, что скорость эволюции должна быть обратно пропорциональна величине популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой, можно сделать кое-какие прогнозы в отношении этой зависимости в условиях ровного дна, на скалистом дне и на рифах. В условиях ровного дна должно обитать меньше сообществ, чем на скалистом дне и рифах из-за меньшего потенциального количества биологически стимулированных экологических ниш. На скалистых грунтах должно обитать меньше сообществ, чем на рифах, по той же причине. В определенном смысле скалистые грунты являются особой разновидностью рифовых условий, в которых отсутствует большинство биологически созданных рифовых ниш. Если принять эти допущения, то можно заключить, что таксономическое разнообразие будет

наименьшим в условиях ровного дна, большим — в условиях скалистого дна и наибольшим — в условиях рифов. Вообще же обстановки ровного дна покрывают гораздо большие площади в любом районе земного шара, чем обстановки скалистого дна или рифов. Поэтому можно сказать, что сообщества организмов ровного дна имеют гораздо меньшую скорость эволюции (за исключением тех сообществ, которые обитают на небольшой площади), чем рифовые и обитающие на скалистом дне. Следуя подобной логике, можно предсказать, что таксоны, обитающие на скалистых грунтах, будут эволюционировать медленнее, чем организмы рифовых сообществ. В общих чертах это положение находит подтверждение во всех частях геологического разреза. Рифовая и связанная с рифами фауны из различных частей геологической летописи почти всегда таксономически более разнообразны, чем сообщества ровного дна (известны сообщества, хотя и редкие, обитающие на скалистых грунтах [357]). Данные об эволюции рифовых и связанных с рифами беспозвоночных в силуре — девоне весьма скудные. Однако, то немногое, что мы знаем, хорошо согласуется (рис. 22) с этими выводами (примером могут служить связанные с рифами пентамериды позднего венлока и лудлова)[27].

Здесь акцент делается не на корреляцию большого таксономического разнообразия с высокой или низкой скоростью эволюции, хотя мы имеем примеры обеих ситуаций, а на то, что величина общей популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой, является решающим, первоочередным регулятором, не зависящим от разнообразия. Случается, что тропические рифовые обстановки характеризуются большим разнообразием и небольшими популяциями, а значит, и быстро эволюционируют. В то же время сообщество *Eocoelia* является малоразнообразным и малочисленным и также быстро эволюционирует. Можно также привести примеры противоположных ситуаций, способствующих развитию медленно эволюционирующих таксонов.

Данные, приведенные в гл. 6, часть II, и неопубликованном отчете Уоткинса и Буко (1973 г.) о количестве особей в выборках из преимущественно брахиоподовых сообществ с разным таксономическим разнообразием, показывают, что таксономическое разнообразие сообществ брахиопод значительно уменьшается по мере заметного увеличения численности одного или нескольких видов.

Рифовые фации во времени

Периодическое исчезновение рифов говорит нам кое-что о различной приспособленности к окружающей среде рифовых сообществ и соседних с ними сообществ ровного дна. Рифовые постройки сильно разрушались или полностью стирались с лица земли в конце ашгилла, в конце франа и в самом конце перми. Отсюда следует, что многочисленные организмы ровного дна, пережившие время вымирания рифовых организмов, должны были иметь более широкую приспособленность к окружающей среде, чем разные рифовые формы. После каждого уничтожения рифовых организмов из организмов ровного дна развивалась новая группа. Меньшая величина популяций рифовых организмов также способствует их вымиранию, если они сталкиваются с быстрыми изменениями окружающей среды, которым не могут успешно противостоять[28].

Градиенты глобального и регионального таксономического разнообразия

Различия в глобальном и региональном таксономическом разнообразии давно обращали на себя внимание путешественников. Уменьшение численности растений и животных путешественник наблюдает, перемещаясь из

теплого климата в холодный, независимо от того, взбирается ли он на высокую гору или передвигается из района Средиземноморья на Крайний Север. То же самое можно сказать о флоре и фауне различных пустынь, маленьких островов, а также крупных и мелких островов, удаленных на огромные расстояния от континентов. Позднее биологи и палеонтологи пытались разобраться в механизмах, которые лежат в основе подобных систематических изменений в разнообразии.

Здесь перед исследователями стоит несколько главных вопросов. Первый заключается в том, чтобы просто синтезировать различия в глобальном и региональном разнообразии. Примером такого синтеза является произведенная Фишером [94] перепись таксонов двустворчатых моллюсков, встречающихся вдоль восточного побережья Северной Америки, разнообразие которых возрастает с севера на юг. Стели [356] подготовил сводку по глобальным изменениям таксономического разнообразия пермских брахиопод, иллюстрирующую большее их разнообразие в неполярном районе. В 1967 г. Стели с соавторами [356] опубликовали исследование по глобальному разнообразию современных морских двустворчатых моллюсков, иллюстрирующее более богатое разнообразие в экваториальном регионе по сравнению с полярными. В этой книге мы будем также ссылаться на другую работу Стели и его сотрудников по шестилучевым кораллам и фораминиферам. Вышла в свет также классическая работа Мак-Артура [323] по вопросу о различии в таксономическом разнообразии на островах, имеющих различные размеры и положение по отношению к континентам; в ней приведен полный список литературы. Мак-Артур [323] дополнительно рассмотрел проблемы анализа разнообразия в связи с изменениями числа таксонов (присутствующих в одних и тех же или сходных нишах), которые отмечаются по мере перемещения из области в область, и появление новых ниш, безусловно значительно повышающих общие региональные градиенты разнообразия.

Применение разработанных Мак-Артуром принципов островной биогеографии к морскому бентосу, вероятно, будет в основном касаться экологии планктонных личинок. Например, данные по позднему лландовери штата Нью-Йорк показывают, что планктонные личинки брахиопод обитали в более мелких водах, чем встречающиеся совместно с ними граптолиты, обитавшие на разных глубинах. Глубоководным сообществам брахиопод, встречавшимся в зоне топографических депрессий, сопутствуют только мелководные граптолиты. Данные Тэйлора [358] по связанным с рифами двустворчатым моллюскам Индийского океана указывают на значение экологии личинок в распределении этих животных. Способность планктонных личинок к выживанию в различные отрезки времени, а также местонахождение переносящих их течений являются, вероятно, одним из главных факторов, определяющих градиенты разнообразия в удаленных районах мелководья на платформах и в условиях океана.

Для того чтобы понять, с чем связаны глобальные и региональные градиенты разнообразия, мы должны сначала попытаться проанализировать разное таксономическое разнообразие в одинаковых нишах, повторяющихся из района в район, и не смешивать их с нишами, имеющимися не в каждом районе. Иначе говоря, тот факт, что разнообразие двустворчатых моллюсков в северных морях намного меньше, чем в мелких экваториальных водах, отнюдь не означает, что разнообразие двустворчатых моллюсков ровного дна не изменяется по направлению от полюсов к экватору почти так же сильно, как это указывают предварительные данные, потому что больше всего на экваторе возрастает разнообразие рифовых двустворчатых моллюсков, встречающихся в разных сообществах и соответствующих нишах, полностью отсутствующих в северных районах [29]. Самое большое влияние на глобальные градиенты разнообразия оказывает присутствие рифов с их богатыми фаунами

на мелководных участках теплых экваториальных морей и отсутствие таковых в других местах. Наличие тропических влажных лесов точно так же сказывается на разнообразии наземных форм. Недавно установленное значительное разнообразие животных, обитающих в глубоководных морях, еще больше усложнило вопрос о факторах, регулирующих разнообразие. Мак-Артур на основе скорости вымирания, скорости иммиграции и т. п. детально проанализировал проблему разнообразия фауны на островах. Это позволило ему хотя бы частично осветить историю разнообразия этих изолированных местообитаний. Подобный анализ также применим к изолированным по типу островов районам, например вершинам гор и палеозойским рифам, разбросанным по платформам. Однако все еще остается нерешенным вопрос об общих широтных градиентах разнообразия на суше и в мелководных морях. Не исключено, что эти градиенты связаны с физиологическими процессами, возможными в условиях экватора в противоположность полярным районам, но, вероятнее всего, здесь имеет место взаимодействие различных факторов, например наличие и стабильность пищевых ресурсов [249]. Пянка [336] суммировал все возможные факторы, применяемые при интерпретации широтных градиентов.

Силур и девон представляют прекрасные примеры как глобальных, так и региональных градиентов разнообразия, которые согласуются с примерами из современности. Таксономическое разнообразие сообществ ровного дна Мальвинокаффрского царства (рис. 6 и 9 — схемы некоторых важных сообществ, и гл. 6 — перечень таксономического разнообразия брахиопод) в девоне значительно ниже, чем в Северном силурийском царстве или в царствах Восточно-Американском и Старого Света. Кроме того, на глобальное разнообразие в силуре — девоне сильно влияло присутствие рифовых обстановок с их богатыми фаунами (в течение многих, хотя и не всех, интервалов времени) в районах, не входящих в Мальвинокаффрское царство. Эта информация служит одним из лучших доказательств, что Мальвинокаффрское царство и в силуре, и в девоне было холодноводным (этот вывод подтверждается физическими данными, суммированными в других разделах нашей книги). Региональные градиенты разнообразия вне пределов Мальвинокаффрского царства наблюдаются между рифовыми обстановками с их очень разнообразными фаунами и условиями ровного дна с гораздо более бедным разнообразием фаун. Мы не занимались суммированием сведений о таксономическом разнообразии в рифовых обстановках силура — девона, но читатель может быть уверен, что различия между рифовыми обстановками и обстановками ровного дна в силуре — девоне весьма значительны.

Что касается морского бентоса, то вплоть до настоящего времени очень мало внимания уделялось сравнению разнообразия в разных типах обстановок ровного дна (субстраты песчаные, илистые, покрытые водорослями одного или другого вида и т. д.), хотя ученые уже установили, что бентос литорали менее разнообразен по сравнению с бентосом сублиторали. Разнообразие фауны скалистых грунтов можно сравнить с таковым на илистых и песчаных грунтах, а также на грунтах, покрытых обломками разнообразных раковин. Изучение ископаемой летописи может дать богатую информацию о направлениях изменения таксономического разнообразия, связанных с характером материала, слагающего дно.

Подводя итоги проблеме широтного видовгоо разнообразия, можно сказать, что более суровые условия среды, нарастающие по мере удаления от тропических районов, определяют уменьшение количества физиологических и биотических типов. Иными словами, условия среды ближе к полюсам в большей степени определяются физическими факторами, а организмы там более тесно связаны с физическими параметрами среды, чем с биологическими. И наоборот, в тропических районах можно ожидать большего разнообразия физиологических и биотических типов, а условия среды в большой

степени определяются самой биотой. Менее ограниченный характер тропических условий способствует также большему разнообразию хищников, паразитов, животных, питающихся падалью, а также болезней, что в свою очередь повышает разнообразие и снижает значение борьбы за пищу и пространство как первостепенных факторов, влияющих на разнообразие. Лоу-Мак-Конелл [319] и Мак-Артур [322] дали подробную характеристику тропической обстановки. Намерения же автора состоят в том, чтобы сильнее подчеркнуть обусловленность физическими факторами малого разнообразия нетропических районов (и районов с экстремальными условиями, например жаркими веснами, чрезвычайной засушливостью и т. д.). И Лоу-Мак-Коннелл, и Мак-Артур подчеркивают, что именно взаимодействием нескольких факторов следует объяснять наблюдаемое разнообразие в тропиках и в других местах.

Как известно, Валентайн [249] считает, что бедная пищевыми ресурсами устойчивая среда характеризуется самым высоким таксономическим разнообразием, богатая пищей неустойчивая среда — самым низким разнообразием, бедная пищевыми запасами неустойчивая среда — низким разнообразием и богатая пищей устойчивая среда — высоким разнообразием. Несколько модифицировав эту концепцию Валентайна, можно сказать, что условия среды, в которых отмечается высокая численность хищников, паразитов, животных, питающихся падалью, дадут более высокий уровень таксономического разнообразия, чем условия, определяемые только такими же пищевыми ресурсами. В этом контексте характеристики Валентайна «устойчивая» и «неустойчивая» следует читать как «нормальная» или «оптимальная» и сильно «ограниченная». В каждом отдельном случае будет весьма трудно решить, с чем связано большое разнообразие: с характером пищевых ресурсов или с наличием разнообразных хищников, паразитов и болезней. Ясно также, что уменьшение пищевых ресурсов ниже какого-то предела незамедлительно влечет за собой изменение уровня разнообразия.

Биогеографические единицы, рифы и острова

Как было сказано выше, фауны разбросанных рифов силура — девона характеризуются более высокой степенью эндемизма (отсюда применение термина «микропровинция»), чем фауны ровного дна. Иначе говоря, сообщества ровного дна силуро-девонских платформ от одной части платформы к другой или на соседних платформах имеют меньше признаков эндемизма, чем рифовые сообщества, встречающиеся на сильно удаленных друг от друга или находящихся на одной платформе рифах. В определенном смысле можно считать, что рифы занимают почти такое же биогеографическое положение в схеме морского мелководья, какое занимают биоты островов в сфере наземной. Разница здесь состоит в том, что (если продолжить аналогию) рифы на одной платформе следует рассматривать как погрузившиеся острова, находящиеся скорее на континенте, чем вдали от него.

Подобное различие между рифовыми сообществами, платформенными сообществами ровного дна и уровнем эндемизма становится очевидным при рассмотрении раннего палеозоя, когда на обширных платформах в течение многих интервалов времени были размещены рифы. Однако в последевонское время, включая и современный период, это различие было не всегда явным. В настоящее время рифовые сообщества не ассоциируются с мелководными сообществами ровного дна, занимающими обширные платформы (с этой точки зрения нет смысла сравнивать глубоководные сообщества ровного дна с раннепалеозойскими мелководными сообществами ровного дна). Поэтому многие тропические и субтропические биогеографические единицы, выделяемые в настоящее время с помощью мелководного бентоса,

в основном представляют собой связанные с рифами сообщества, тогда как силурийско-девонские сообщества преимущественно являются сообществами ровного дна плюс связанными с рифами сообществами. Вследствие этого при определении биогеографических единиц следует разделять сообщества ровного дна и рифовые. Весьма логично предполагать более высокий уровень эндемизма у рифовых фаун, чем у фаун ровного дна, распространяющихся на площадях одинаковой протяженности. Концепцию островной биогеографии, предложенную Мак-Артуром и Уилсоном [166], можно попытаться применить к рифам, встречающимся на платформе; сообщества ровного дна, встречающиеся вместе с рифовыми, могут вести себя совсем по-другому[30].

Резонно предположить, что в силуре — девоне, так же как и в меловом периоде и в кайнозое, существовали океанические острова, а также что в силуре — девоне в условиях рифов и островов среди морского мелководья существовали эндемичные сообщества, о которых мы сейчас не имеем почти никакого представления. Вполне возможно, что такие острова являлись начальными площадями распространения некоторых таксонов (точечные источники), которые внезапно появились на платформах и в соседних с ними геосинклиналях. С появлением новых биогеографических данных мы, вероятно, сможем обосновать такое предположение.

Предложенная Уиттейкером [263] модель эволюционного процесса, основанная на разделении ресурсов во влажных лесах, подразумевает, что в условиях типа рифовых, где большое значение имеют биологические ниши, число таксонов со временем увеличивается. Это положение не подтверждено геологическими данными. Рифовая среда, как и среда ровного дна, характеризуется сравнительным постоянством количества таксонов в течение значительных интервалов времени. Очевидно, после начала развития рифов, которое следовало за каждым этапом их уничтожения, имело место очень быстрое, с геологической точки зрения почти мгновенное, увеличение разнообразия, за которым следовал период относительной устойчивости таксономического разнообразия, а не медленного (в геологическом масштабе) увеличения разнообразия в процессе прогрессирующего разделения рифов. В условиях рифов это имеет смысл в том случае, если предположить, что первоначально небольшие пограничные популяции форм ровного дна распространяются в рифовые обстановки (преимущественно точечные источники) и очень быстро эволюционируют. После такого быстрого с геологической точки зрения увеличения разнообразия, вызванного небольшим размером популяции, происходит как бы выравнивание скорости эволюционного процесса. Логически обосновать это явление пока не представляется возможным. Верхний предел количества таксонов будет определяться минимальным числом особей видов, необходимых для сохранения этих таксонов. Таким образом, геологические данные представляют нам информацию о весьма стабильном количестве рифовых таксонов в любой данный период существования рифов. В противном случае нам следовало бы ожидать почти бесконечного увеличения числа рифовых и связанных с рифами таксонов, развивавшихся в течение сравнительно небольшого интервала времени. Заключение о быстром достижении максимума таксономического разнообразия в условиях рифов, а также в обстановках ровного дна в силуре — девоне не противоречит выводам, полученным Бузасом [65] для бентических фораминифер кайнозоя и Уоткинсом (письменное сообщение, 1973) для двустворчатых моллюсков кайнозоя: «Сообщества двустворчатых моллюсков с незначительным разнообразием таксонов, обитавшие на глубоких шельфах Калифорнии в олигоцене, иногда включают такое же количество видов, как и сообщества подобных родов и семейств на внешних шельфах современных морей, хотя количество некоторых из них теперь явно увеличилось по сравнению с олигоценом. За последние 40 млн. лет увеличения количества

ниш в этих сообществах не наблюдалось». Эти выводы о таксономическом разнообразии не согласуются с выводами Бретски и Лоренца [63], которые базируются большей частью на гипотезе стабильности во времени.

Борьба за существование и скорость эволюции

В своей работе, взбудоражившей умы ученых, Стэнли [354] выдвинул гипотезу о том, что конкуренция между близкими формами представляет собой один из наиболее важных факторов, влияющих на скорость эволюции (и филетической, и кладогенетической). Стэнли считает, что ожесточенная борьба за пищу и территорию (причем последняя, возможно, тесно связана с пищевыми запасами) является определяющим фактором, влияющим на скорость эволюции млекопитающих, двустворчатых моллюсков, шестилучевых кораллов, а возможно, и других групп, как, например, аммонитов и трилобитов. Если это положение будет подтверждено геологическими данными и материалом по современным организмам, то оно явится мощным орудием в руках исследователей для понимания многих взаимоотношений. Однако, как будет показано ниже, данные, приведенные Стэнли, могут столь же (если не более) удовлетворительно коррелироваться с величиной популяций, члены которых свободно скрещиваются между собой. Доказательства, приведенные Стэнли, в пользу концепции о корреляции усиливающейся борьбы за существование с ростом скорости эволюции не подтверждены ни экспериментальными, ни полевыми данными по современным взаимоотношениям.

Стэнли указывает, что общие скорости таксономической эволюции двустворчатых моллюсков (данные взяты из разных источников) на уровне рода много ниже, чем млекопитающих. Он констатирует, что сестонофаги, фильтраторы и илоеды не борются за территорию и пищу и не проявляют никаких агрессивных намерений по отношению друг к другу. Далее он приходит к выводу, что территориальность, соблюдаемую многими млекопитающими, а также и многими другими группами животных, можно объяснить борьбой за пищу. Однако Стэнли не приводит никаких экспериментальных и полевых доказательств, что территориальность тесно связана именно с борьбой за пищу, а не с какими-то другими факторами (прерогатива пола, защита молодого поколения, защита при вскармливании или гнездовании, защита мест обитания и т. д.).

Стэнли отмечает широкое варьирование скорости эволюции гиппуритидных двустворчатых моллюсков в противоположность большинству двустворок, обитающих на дне. Это явление он объясняет конкуренцией за пищу и территорию, так как гиппуритиды обычно встречаются в виде тесно примыкающих друг к другу раковин. Однако в таких же условиях большой плотности раковин встречаются и другие двустворки (некоторые виды мидий, многие устрицы и т. д.), а также различные группы недвустворчатых (усоногие раки), но они не имеют никаких признаков быстрой таксономической эволюции. Подобную высокую скорость эволюции гиппуритид по сравнению с низкой скоростью эволюции других двустворчатых моллюсков можно легко интерпретировать в связи с разными величинами популяций. Гиппуритиды являются в основном тропическими формами, встречавшимися во времена сравнительно сильного провинциализма (начало мезозоя) и ограниченными определенными обстановками рифового типа. Нет ничего удивительного в том, что они имеют более высокую скорость эволюции по сравнению с формами ровного дна, потому что, несмотря на их широкое географическое распространение в тропической зоне, у них есть гораздо большая вероятность наличия более мелких популяций [290]. Быструю эволюцию гиппуритид, живущих в условиях большой перенаселенности, трудно объяснить борьбой за пищу, игнорируя факт перенаселенности при объясне-

нии медленной эволюции некоторых других групп двустворчатых моллюсков (многие мидии и устрицы). Однако справедливости ради следует указать, что Коннелл [292] привел веские доказательства случаев борьбы за пищу и даже агрессивности среди некоторых прикрепленных морских беспозвоночных. Но, к сожалению, мы не имеем информации о скорости эволюции этих групп животных, чтобы можно было сравнить их с двустворчатыми моллюсками.

Стэнли удалось собрать данные о скорости таксономической эволюции герматипных и агерматипных кораллов. Сделанные им выводы соответствуют заключениям других ученых, производивших подобные расчеты. Исходя из того, что герматипные кораллы характеризуются более высокой скоростью таксономической эволюции, чем агерматипные, Стэнли делает вывод об их более интенсивной борьбе за пищу. Однако представляется, что эти различия в скорости эволюции лучше коррелируются с размерами популяций. Предположение Стэнли о том, что высокие скорости таксономической эволюции трилобитов и мезозойских (не палеозойских) аммонитов связаны с борьбой за пищу, не имеют подтверждений, за исключением аналогии с его выводами по кораллам, двустворчатым моллюскам и млекопитающим[85]. Сомнителен также и вывод о том, что высокая скорость эволюции млекопитающих в кайнозое, в противоположность гораздо более низкой скорости у морских двустворок, объясняется жестокой борьбой за пищу. Для млекопитающих кайнозоя характерна высокая степень провинциализма, обусловленная географией соответствующего отрезка времени и климатическими режимами. Кажется несколько преждевременным связывать скорость эволюции млекопитающих в кайнозое с борьбой за пищу, придавая ей первостепенное значение, пока не будет убедительно доказано (экспериментально или полевыми наблюдениями), что величина популяций играет при этом незначительную роль. Было бы интересно проверить концепцию Стэнли на птицах. Неужели же многочисленные виды тропических птиц ведут более интенсивную борьбу за пищу, чем менее многочисленные виды в нетропических районах? Или же относительное количество видов птиц в этих районах больше связано с величиной популяций?

Скорости эволюции и вымирания, биомасса и разнообразие видов, их связь с пищевыми ресурсами

Ученые не имеют оснований считать, что факторы, регулирующие общую биомассу и максимальное разнообразие видов, идентичны или даже действуют одинаковым образом. Общая биомасса, вероятно, зависит от взаимодействия многих факторов, а именно: энергии, наличия пищи и жизненного пространства для взрослого и молодого поколения, а также способности системы к повторной цикличности в случае метаболии и смерти организмов.

Если предположить, что основная масса питательных веществ в моря поступает с континентов, то в такие интервалы времени, как поздняя пермь — ранний триас и конец третичного периода, которые характеризовались большей площадью континентов, должно было существовать обилие пищевых запасов по сравнению с теми отрезками времени, когда основная часть континентов была покрыта мелководными морями, как, например, нижний палеозой. Гиббс [303] показал, насколько важен приподнятый рельеф для регулирования содержания взвешенных и растворенных материалов в речных водах. Он также подчеркнул, что для создания богатых пищевых ресурсов физическое выветривание в районах горного рельефа является даже более важным фактором, чем тропическое выветривание в районах с низменным рельефом (см. также [318]). Наряду с фактором континентальности этому процессу способствует и теплый климат в противоположность хо-

лодному (при эквивалентных площадях, рельефе и топографии). Интервалы времени с широким распространением теплого климата благоприятны для более быстрого производства питательных веществ в результате химического выветривания, чем периоды холодного климата. Соответственно эти периоды преобладания теплого климата, наиболее благоприятные для химического выветривания, в сочетании с повсеместными поднятиями суши, следствием которых является высокогорный рельеф, были периодами максимального обилия пищи, а условия холодного климата и опускания суши были периодами минимального образования питательных веществ. Растительный покров Земли, существующий с начала девонского периода, мог быть значительным, хотя и не самым главным, фактором, определяющим обилие пищевых ресурсов в море. Как указывал Гиббс [303], при оценке влияний климата на пищевые ресурсы весьма важно рассмотреть роль топографии. В периоды преобладания на континентах низменного рельефа запасы пищи будут на более низком уровне, чем в периоды преобладания возвышенностей. Выветривание поверхности низменного рельефа в условиях теплого климата должно приводить к быстрому исчезновению питательных веществ, поступающих с поверхности. За этим периодом должен следовать период очень скудных пищевых ресурсов. В условиях возвышенного рельефа (который должен естественно, постоянно обновляться за счет поднятий) будет постоянно сохраняться довольно высокий уровень пищевых ресурсов. В периоды очень низменного континентального рельефа, приближающегося к пенеплену, топографический фактор может свести к минимуму влияние климата. Недостаток пищи в море, связанный с исчезновением различных ионов, входящих в состав минералов донных осадков, несомненно, также играет важную роль наряду с другими причинами. Кроме того, такая нехватка может частично зависеть от состава и текстуры осаждающегося терригенного материала, которые в свою очередь будут частично зависеть от климатического режима.

Общее разнообразие видов, по-видимому, не является прямой функцией перечисленных выше факторов, хотя виды не могут существовать без энергии и других указанных факторов. Геологические данные позволяют предположить, что в общем разнообразии видов происходят как медленные изменения, так и быстрые пертурбации от самых незначительных, наблюдаемых, например, в раннем триасе, до самых сильных, имевших место в позднем мелу. Большое видовое разнообразие в современном периоде нельзя считать уникальным, так как из-за проблемы сохранности в палеонтологической летописи отсутствует значительное число представителей многих групп организмов, а для многих наземных организмов маловероятна сохранность даже их наиболее массивных твердых частей (например, флора и фауна возвышенностей).

Рассмотрение палеонтологических данных показывает, что общее глобальное разнообразие видов зависит в основном от степени провинциализма, который обусловливает разнообразие сообществ, а также от условий регрессии — трансгрессии. Однако необходимо принимать во внимание и общее видовое разнообразие на небольшой площади в отдельном сообществе. Имеются свидетельства колебания во времени общего видового разнообразия скелетных организмов в одном сообществе на единицу площади. Например, в силуре — девоне число видов морских донных макроскопических беспозвоночных на единицу небольшой площади в одном сообществе редко превышает 40—50, тогда как в перми — карбоне оно обычно достигает 80—100, а в раннем триасе — менее 20—30. Что же может служить регулятором верхнего предела?

Если имеет место стабильность в течение длительных отрезков геологического времени, то следовало бы ожидать существования гораздо большего числа видов ископаемых, чем это фактически наблюдается. Следовательно,

мы должны сделать вывод, что механизм эволюции по гипотезе стабильности во времени (если таковой вообще функционирует) действует лишь в очень короткий отрезок времени, который в геологическом разрезе остается фактически незаметным. Иначе говоря, максимум видового разнообразия на площади, вероятно, достигается с геологической точки зрения почти мгновенно, т. е. в течение менее 1 млн. лет.

Если считать пищевые ресурсы серьезным ограничивающим фактором, то вполне возможно, что верхний предел разнообразия видов на небольшой площади регулируется специфичностью пищи, потребляемой каждым видом, а также эффективностью размножения и использования пищевых ресурсов каждым видом. Небольшое разнообразие видов, возможно, указывает на взаимодействие между видами, обладающими небольшой специфичностью «вкусов» (относительно всеядные), и физическими условиями среды, обеспечивающей необходимое питание. Большое видовое разнообразие может указывать на взаимодействие видов, обладающих особыми «вкусами» (высокие требования к пище) и среды, в которой основные физические ресурсы сильно изменялись из-за многих трофических слоев, способствовавших увеличению разнообразия пищи.

Результаты наблюдений над глубоководным бентосом показывают, что общие ресурсы не ограничивают видового разнообразия, как считал Валентайн [249]. Большинство таксонов не достигает верхнего количественного предела видового разнообразия, обусловленного необходимостью поддерживать такую величину популяции, которая способна увековечить себя. Из этого следует, что с точки зрения только воспроизводства обычно существует достаточно места, чтобы вместить гораздо больше таксонов, чем фактически встречается. Биологически изменчивые условия, например влажные леса и коралловые рифы, очень богаты видами, приходящимися на единицу небольшой площади, но весьма загадочным остается большое разнообразие видов глубоководных организмов (о чем говорили Сандерс и Хесслер [218]) в условиях, которые не считаются биологически изменчивыми. Остается также невыясненным вопрос, почему условия коралловых рифов и влажных лесов так биологически изменчивы, тогда как биологически изменчивые аналоги в районах мира с небольшим видовым разнообразием, включая холодные и жаркие пустыни, тундры, континентальные шельфы и т. д. не встречаются. Возможно, что наличие сильно биологически изменчивой среды зависит от оптимального сочетания физических условий, обеспечивающих сосуществование организмов с разнообразной физиологией, в противоположность физическим условиям, характеризующимся одной или несколькими крайностями (с точки зрения физиологии организмов).

Серьезного внимания заслуживает предположение Валентайна [249] о том, что обстановки, бедные пищевыми ресурсами и обладающие относительной устойчивостью, благоприятствуют повышению разнообразия видов. В среде, бедной общими ресурсами, может происходить увеличение таксономического разнообразия, на что указывает большое разнообразие, имеющее место в глубоководном бентосе, на современных коралловых рифах и во влажных тропических лесах,— все это обстановки сравнительно бедные питательными веществами. Иными словами, естественный отбор в условиях, бедных пищевыми ресурсами, мог способствовать большому разнообразию в интересах интенсивного повторения цикла имеющихся ограниченных питательных веществ на всех трофических уровнях. Хесслер [306] представил краткую сводку о большом увеличении таксономического разнообразия бентоса в направлении от континентального шельфа к океаническим глубинам. Он также прокомментировал обратную зависимость между видовым разнообразием и биомассой в этом же направлении. Дейтон и Хесслер [235] высказали альтернативное предположение о том, что в тех случаях, когда бедные пищевые ресурсы способствуют эволюции в направлении

развития высокоспециализированных потребителей, многочисленные разнообразные хищники (croppers — пожиратели как живущих, так и мертвых организмов) нарушают обычные условия среды настолько, что происходит развитие другой группы — пожираемых («croppeds») организмов, обладающих малой плотностью и большим разнообразием и потребляющих те же самые основные пищевые ресурсы. Предположение Дейтона и Хесслера в некотором роде является просто распространением на эту ситуацию вывода о существовании корреляции между разнообразием хищников и травоядных (на что указывали Пейн [335] и другие) и содержит в себе объяснение возрастания разнообразия. Вывод Дейтона и Хесслера [235] о том, что нарушение условий среды обитания помогает поддерживать разнообразие, можно рассматривать как перефразированное замечание Хатчинсона [308]:«...будут наблюдаться многочисленные ситуации, в которых направление конкуренции никогда не будет достаточно постоянным, чтобы допустить уничтожение одного конкурента». Изучение ископаемых остатков с точки зрения наибольшего числа таксонов, приходящихся на единицу площади аналогичного пространственно-временного сообщества (если это предположение правильно), должно дать ключ к разгадке относительного обилия пищевых запасов во времени и пространстве. Хесслер [306] считает, что глубоководные бентические фауны, наиболее удаленные от районов суши, которые встречаются в самых глубоких частях океанов и имеют, насколько известно, самые бедные пищевые ресурсы, характеризуются несколько меньшим разнообразием (хотя и достаточно большим по сравнению с разнообразием на континентальных шельфах), чем глубоководные фауны, обитающие на одном с ними горизонтальном уровне и обеспеченные более богатыми пищевыми ресурсами. Этот вывод Хесслера дает основание предположить, что здесь либо нарушается обратная связь между пищевыми ресурсами и таксономическим разнообразием, либо существует какой-то предел количества пищевых ресурсов, дальнейшее сокращение которых приводит к уменьшению таксономического разнообразия, а не к его увеличению, как это наблюдалось при движении от континентальных шельфов в глубь океана (следует отметить, что теория стабильности во времени не может надлежащим образом объяснить эту ситуацию!).

Основываясь на этом предположении, можно заключить, что небольшое таксономическое разнообразие сообществ брахиопод в кембрии, в противоположность силуру — девону, является отражением разных уровней пищевых ресурсов.

Теперь попытаемся связать изменение во времени таксономического разнообразия сообщества на единицу небольшой площади с климатом и общей протяженностью континентов (наступание и отступание моря и рельеф). Данные по силуру и девону указывают на небольшое таксономическое разнообразие в одном сообществе на единицу небольшой площади в более холодном климате Мальвинокаффрского царства в противоположность Северному силурийскому царству и царствам Старого Света и Восточно-Американскому в девоне. Если подобная корреляция указывает на более богатые пищевые ресурсы в Мальвинокаффрском царстве по сравнению с другими, то мы также должны сделать вывод, что Мальвинокаффрское царство, характеризующееся холодным климатом, имело большие площади высокогорного рельефа, чем другие районы, обладающие гораздо более теплым климатом и низменным рельефом. Такая ситуация вполне возможна в свете имеющихся у нас геологических данных (широкое распространение кластических толщ), но не исследована настолько детально, чтобы считаться доказанной. Нам не удалось установить четкой связи между таксономическим разнообразием в одном сообществе на единицу небольшой площади для фаун ровного дна Северного силурийского царства, существовавших во время сильной трансгрессии моря (особенно в венлоке — лудлове), и фаун

Восточно-Американского царства или царства Старого Света в нижнем девоне — периоде относительно сильной регрессии и более возвышенного рельефа. Однако эта некоррелируемость с имеющимися пищевыми ресурсами могла быть результатом большего разнообразия в нижнем девоне, обусловленного гораздо более высокой степенью провинциализма, который свел на нет влияние потенциально возросших пищевых ресурсов.

Обычно большее таксономическое разнообразие бентических организмов в сообществе на единицу небольшой площади в перми — карбоне по сравнению с силуром — девоном можно принять как следствие уменьшившихся пищевых запасов, но представляется весьма трудным за пределами Мальвинокаффрского и Гондванского царств с холодным климатом скоррелировать эту ситуацию с сильно различающимися климатами, условиями рельефа и поднятиями или условиями трансгрессии — регрессии моря (подразумевается, что они сравнимы в обоих случаях). Наши данные по этим двум периодам следует более детально проанализировать, прежде чем можно будет сделать сколько-нибудь существенные выводы.

С точки зрения геолога, занимающегося каким-то одним периодом времени, связь между таксономическим разнообразием и потенциальными пищевыми ресурсами отнюдь не кажется простой. Например, породы геосинклинальных областей Северного силурийского царства, содержащие бентические фауны, можно сравнить с платформенными известняками, также содержащими бентические фауны. Геосинклинальная область, богатая терригенным материалом (вулканического или смешанного происхождения), содержит фауны брахиопод, таксономическое разнообразие которых аналогично разнообразию фаун платформенных известняков. Вначале можно прийти к выводу, что районы геосинклиналей были богаче пищей, как на это указывают донные осадки. Но, возможно, донные осадки не являются хорошим показателем наличия пищи, а гораздо более важное значение имеет циркуляция воды. Что же тогда, кроме таксономического разнообразия, можно использовать в качестве независимой меры пищевых ресурсов? Длительные нарушения таксономического разнообразия, несомненно, связаны со многими переменными, которые можно определить, только приняв ряд допущений, в отдельных случаях не обоснованных. Дополнительную сложность представляет малая вероятность обязательного соответствия барьеров резким изменениям пищевых ресурсов, если учитывать возможность апвеллинга, а также различных течений, отклоняющихся в неизвестных направлениях.

Если эти представления помогут нам понять, что именно регулирует таксономическое разнообразие в сообществе на единицу небольшой площади, то эти регуляторы можно рассматривать вместе с информацией, относящейся к наименьшей популяции, способной жить, нормально развиваться и размножаться (а значит, и способствующей устойчивости условий среды — по представлениям Валентайна [249]). На этой основе мы должны попытаться скоррелировать изменение таксономического разнообразия во времени с геологическими факторами, чтобы лучше понять изменения ресурсов, климата, топографии, рельефа и т. д. Все эти отношения можно выразить в виде графика максимального таксономического разнообразия морских бентических форм в сообществе на небольшой площади для интервалов геологического времени, анализируемых с учетом климатических режимов, изменений топографии и регрессии — трансгрессии морей.

И наконец, весьма важно уяснить себе, что значительное уменьшение пищевых ресурсов может привести к заметному увеличению числа окончательно вымирающих групп и в то же время способствовать заметному увеличению скорости кладогенетической эволюции других групп. Наряду с повышением скорости кладогенетической эволюции недостаток пищевых ресурсов в то же время должен также способствовать повышению скорости

филетической эволюции, что обусловлено минимальной величиной популяций, возможной при недостаточных пищевых запасах.

Рор (устное сообщение, 1973) предположил, что одной из возможных независимых мер изменения пищевых ресурсов во времени будет аутигенный фосфор, присутствующий в осадочных породах, особенно в платформенных известняках, значительно удаленных от районов геосинклиналей, где можно ожидать повышенную концентрацию аллотигенного фосфора. Первое рассмотрение имеющихся данных указывает на наличие определенной связи между высоким содержанием фосфора и небольшим таксономическим разнообразием, а также между низким содержанием фосфора и большим таксономическим разнообразием. Но для того, чтобы принять этот вывод безоговорочно, требуются дальнейшие и более детальные исследования.

Трофическая структура и скорость эволюции. Как указывалось выше, мы вправе ожидать, что некоторые организмы, например хищники, существующие на более высоком трофическом уровне, характеризуются более высокими скоростями эволюции, обусловленными меньшими величинами популяций. Более подробное исследование этих соотношений показывает, что они могут иметь более общий характер. Однако хищники, имеющие сравнительно широкий выбор жертв, могут иметь более крупные популяции, чем многие (если не все) их жертвы. С другой стороны, хищники, обладающие высокоспецифическими «вкусами», могут характеризоваться гораздо более мелкими популяциями, чем их жертвы. Поэтому необходимо установить полный спектр специфичности «вкусов» хищников, так же как и вытекающие отсюда скорости эволюции по сравнению со скоростями эволюции их жертв. Но без подробных данных о специфичности пищи каждого хищника, вероятно, нельзя сделать правильный вывод о том, имеет ли этот хищник более высокую или более низкую скорость эволюции, чем организм, находящийся на более низком трофическом уровне. Эти соображения в равной степени относятся и к животным, питающимся падалью.

Вернувшись снова к ископаемым остаткам морского бентоса ровного дна, мы обнаруживаем, что основная масса сохранившихся организмов относится к сравнительно низкому трофическому уровню, включая таких фильтраторов, сестонофагов и илоедов, как двустворчатые моллюски, четырехлучевые кораллы, брахиоподы, прикрепленные иглокожие, некоторые группы гастропод, табуляты, строматопороидеи, трилобиты, мшанки, бентические фораминиферы и т. д. И наоборот, группы животных, которые предположительно относятся к свободно перемещающимся бентическим хищникам, имеют меньше особей и видов. Это касается цефалопод (аммоноидеи, наутилоидеи, белемноидеи), некоторых групп гастропод, эвриптерид и некоторых групп свободноживущих иглокожих, включая разнообразные морские звезды.

О таксономии и эволюции большинства групп хищников, за исключением цефалопод, мы знаем гораздо меньше, чем о фильтраторах, других сестонофагах и илоедах, что объясняется их редкой встречаемостью и недостатком внимания к ним. Например, вполне возможно, что среднепалеозойские гастроподы, обитавшие в сублиторальной зоне, в частности группы, представленные редкими особями (иными словами, некопрофаговые платицератиды или эуомфалоптериды или ориостоматиды, которые могли быть травоядными), относились к хищникам. Но из-за редкой встречаемости таких особей мы почти ничего не знаем об их таксономии и о скорости их эволюции.

Не совсем ясно положение с цефалоподами. В палеозойских отложениях остатки наутилоидей и аммоноидей встречаются в незначительных или в умеренных, но местами в огромных количествах. Их таксономическое разнообразие оказывается сравнительно большим по сравнению с их численностью. Белемноидеи в палеозое встречаются крайне редко. Однако послепалеозой-

ские наутилоидеи характеризуются очень сильным уменьшением таксономического разнообразия и численности, причем современная ситуация является логическим продолжением этой тенденции. Такое положение с послепалеозойскими наутилоидеями лучше всего можно объяснить существованием ряда ограниченных популяций, которые были не способны увеличить численность как особей, так и таксонов (исключение составляет небольшой отрезок времени в начале третичного периода [327]). В отличие от этого аммоноидеи в мезозое резко увеличили как разнообразие таксонов, так и численность особей, что согласуется с теорией об обратной зависимости между величиной популяции и скоростью эволюции. Примерно такая же ситуация характерна для белемноидей. Следовательно, если фанерозойские цефалоподы относились к хищникам высокого трофического уровня, большинство аммоноидей, белемноидей и палеозойских наутилоидей характеризовалось высокой скоростью эволюции и маленькими популяциями. Однако послепалеозойские наутилоидеи необычны своей относительной малочисленностью и малым таксономическим разнообразием, что предполагает низкую скорость эволюции, которую можно объяснить лишь какими-то особыми причинами.

Скорости эволюции «высших» и «низших», морских и наземных животных, ведущих подвижный и неподвижный образ жизни, с точки зрения величины популяции

С тех пор как ученые стали размышлять об органической эволюции, они стали задумываться и о факторах, влияющих на скорость эволюции (сводку этих размышлений опубликовал Рэнш [341]). Ученые размышляли о том, оставалась ли скорость эволюционных процессов одинаковой в разные геологические периоды, изменялась в одном направлении или варьировала во времени под влиянием тех или иных обстоятельств. Многие ученые серьезно размышляли над тем, шла ли эволюция низших организмов (на уровне родов и видов) медленнее, чем высших, морских обитателей — медленнее, чем наземных, и прикрепленных форм — медленнее, чем подвижных. Существует мнение, что плацентарные млекопитающие эволюционируют быстрее, чем морские формы (например, млекопитающие по сравнению с морскими двустворчатыми моллюсками [374]). Что касается относительной скорости эволюции высших и низших животных, то ранее считали (несомненно, из-за более основательных познаний таксономии более высокоразвитых плацентарных млекопитающих), что высшие животные эволюционируют быстрее. Но с тех пор ученые уже пришли к выводу, что большинство групп, как высших, так и низших, имеют примеры как медленной, так и быстрой эволюции. Однако, хотя в этой главе уже говорилось о возможном влиянии конкурентной борьбы на скорость эволюции, следует еще раз подчеркнуть, что самым важным фактором, определяющим скорость эволюции как морских, так и наземных форм, является величина популяции. То, что плацентарные млекопитающие имеют более высокую скорость эволюции, чем морские двустворчатые моллюски, хорошо коррелируется с величиной популяции, о чем уже говорилось выше.

Изучение прикрепленных брахиопод среднего палеозоя, результаты которого приведены в нашей книге, показывает, что неподвижный образ жизни не обязательно должен коррелироваться с небольшой скоростью эволюции на уровне родов.

Одним из важнейших факторов, который повлиял на дискуссию о скоростях эволюции основных групп животных, является весьма разный уровень их изученности. Неспециалисту трудно представить, насколько разное внимание уделялось таксономии разных групп животных. Откуда ему знать, что таксономия ископаемых губок изучена намного хуже, чем фораминифер, или что таксономия фораминифер за период с 1920 по 1970 г. была предметом

особенно пристального исследования по сравнению с большинством других групп животных? Поэтому нет смысла составлять таблицы родов животных, приходящихся на единицу геологического времени, для основных групп с целью сопоставления и получения выводов о различных, а также изменяющихся скоростях эволюции. Разная полнота ископаемой летописи, неодинаковое внимание, уделяемое специалистами разным группам ископаемых, разный охват коллекциями, изменение положения биогеографических границ, изменение сложности структуры сообществ и множество других переменных — все это делает опасным подобные компиляции для целей сравнения. Иллюстрацией этой проблемы является утверждение Бродкорба [289]: «Причиной несовершенства наших знаний является не недостаток ископаемых птиц, а нехватка палеорнитологов, которые бы изучали их». Высказывание Бродкорба о птицах распространяется и на многие другие потенциально важные группы, важные, если мы хотим иметь данные о скоростях эволюции, которые можно было бы сравнивать с достаточной степенью уверенности, т. е. количественно.

Общее число видов в ископаемой летописи

Майр ([175]; см. цитату во введении к нашей книге) указывал, что ископаемая летопись в основном содержит таксоны, характеризующиеся низкой и умеренной скоростью эволюции. Поэтому при рассмотрении рис. 29 следует помнить, что основная масса таксонов с высокими скоростями эволюции (сравнимыми со скоростями многих эндемичных пресноводных рыб, изученных Лоу-Мак-Коннеллом [319]), вероятно, не будет представлена в ископаемой летописи. Иными словами, ископаемая летопись не позволяет сделать статистически надежный подсчет числа быстро эволюционировавших форм, развивавшихся в прошлом, но, вероятно, довольно надежно регистрирует умеренно эволюционировавшие формы (в нашей книге мы считаем их быстро эволюционирующими) и очень надежно — медленно эволюционировавшие организмы (все это зависит от степени общего космополитизма и связанной с ним локальной численности). Учитывая эти обстоятельства, ученый, естественно, не может рассматривать число видов, зарегистрированных ископаемой летописью за какой-то период времени, как обоснованное приблизительное число видов, живших в течение любого отрезка времени в прошлом. Он должен рассматривать число зарегистрированных космополитных видов за отрезок времени в прошлом как приблизительно соответствующее реальному; число таксонов, характеризовавшихся средними скоростями эволюции,— как несколько заниженное; а число таксонов с высокой скоростью эволюции — как сильно заниженное. Если ученый считает, что быстро эволюционировавшие таксоны в течение большинства отрезков времени в прошлом превосходили по количеству формы с умеренной скоростью и медленно эволюционирующие, то ясно, что для оценки общего числа видов за отрезок времени в прошлом он должен ввести соответствующие поправки. Любая произвольная выборка из общего числа видов, зарегистрированных ископаемой летописью за какой-то отрезок времени в прошлом, разумеется, не будет непосредственно зависеть от фактического числа видов, живших в течение любого отрезка времени в прошлом. Путем соответствующей оценки числа космополитных, эндемичных и редких таксонов за единицу времени в прошлом мы смогли бы получить более реальную картину общего количества таксонов за единицу времени в прошлом (современные оценки, возможно, будут слишком низкие).

Если требуется получить надежные данные о фактическом количестве видов за отрезок времени, то необходимо соответственно определить периоды времени расцвета и затухания космополитизма. Время расцвета космополитизма дает более надежную информацию о фактическом количестве видов

благодаря большему проценту космополитных видов, находящихся на первом месте. Отрезки времени, характеризующиеся высоким уровнем эндемиков (высокопровинциальные части геологической летописи), вероятно, дадут необычно низкую оценку фактического числа первоначально существовавших видов благодаря очень высокой вероятности присутствия здесь большего числа редких эндемичных таксонов. Так, время сильно выраженного космополитизма, например ранний триас, должно дать гораздо более надежную оценку присутствовавших видов (хотя их общее количество и невелико), чем такие отрезки времени, как миоцен, ранний девон или ранний ордовик, отличающиеся высоким уровнем провинциализма, несмотря на гораздо большее число видов, зарегистрированных в отложениях этих интервалов времени. Иными словами, корректировка наших данных об изменении числа видов требует, чтобы мы обращали особое внимание на влияние изменения уровня провинциализма в единицу абсолютного времени. Даже случайное рассмотрение ископаемой летописи с точки зрения изменяющегося провинциализма подсказывает, что фактически зарегистрированные колебания числа видов, существовавших за какой-то отрезок времени, явно недооценены.

Реальные цифры, характерные для периодов высокой степени провинциализма, вероятно, много выше зарегистрированных. С подобными корректировками следует несколько подождать, пока ученые не установят четкой взаимосвязи между численностью космополитных, провинциальных и редких видов современных животных. Построив кривые численности живых организмов и степени их провинциализма, мы сможем более реально оценить информацию, которую нам дает ископаемая летопись.

Внимательное исследование дополнительных факторов, способных повлиять на оценку численности ископаемых родов и видов, было произведено Раупом [340]. Он пришел к выводу, что все эти факторы оказывали плохое влияние на геологическую летопись, и занижали число родов и видов, зарегистрированных в древних породах. Рассмотренная выше информация соответствует выводам Раупа, но она значительно шире и, кроме того, обеспечивает другую базу, на основе которой методом экстраполяции можно получить более реальные цифры, чем те, которые обеспечивала простая компиляция численности родов и видов из текущих публикаций.

Скорости эволюции и картина распределения брахиопод в силуре — девоне

Изучение площадей, занимаемых в разные геологические периоды популяциями, члены которых способны скрещиваться между собой, может помочь нам лучше понять эволюционное значение величины популяции и разнообразия фауны в пределах сообществ и биогеографических единиц. С этой точки зрения мы и хотим пересмотреть наши знания по силуру и девону. Имеющиеся в нашем распоряжении предварительные данные достаточны для серьезной попытки скоррелировать эти переменные, хотя не все такие корреляции смогут быть причинно обусловленными.

Измерение скорости эволюции. По многим причинам желательно попытаться определить скорости таксономической, кладогенетической и филетической эволюций [230]. Совершенно ясно, что скорость эволюции представляет собой сложную величину, которая зависит от действия многих факторов. Для измерения скорости эволюции с помощью ископаемых организмов можно использовать разные методы. Раньше палеонтологи определяли «скорость эволюции» путем подсчета числа присутствующих таксонов одной или многих основных групп, взятых вместе, по последовательным периодам времени (общее число таксонов, рис. 22, *а*; 23).

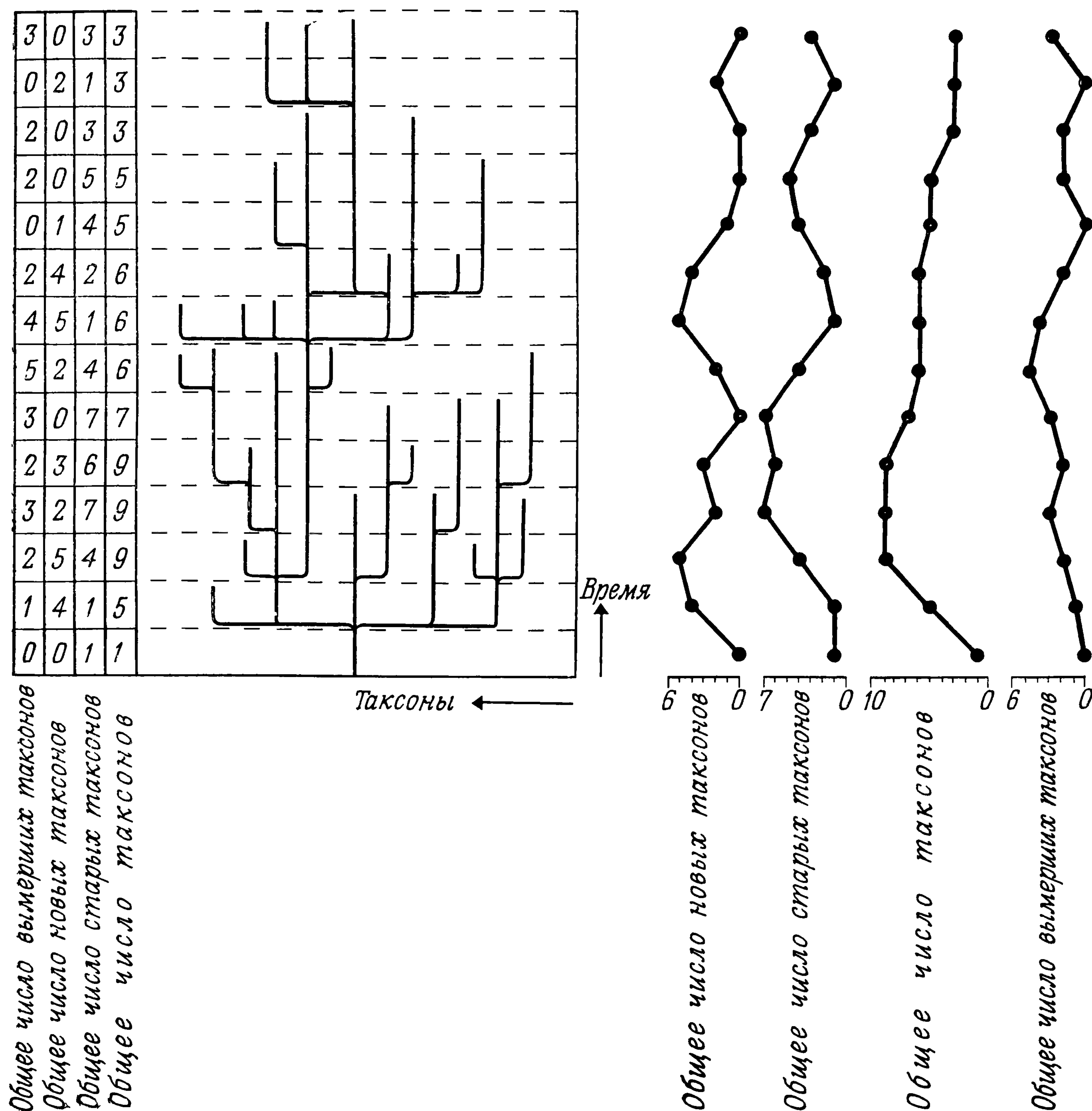


РИС. 23. Гипотетический пример, иллюстрирующий сумму таксонов на единицу времени, анализируемую применительно к новым, вымершим, пережившим периоды вымирания таксонам и их общему числу.

Обратите внимание, что скорость таксономической эволюции, проявляющаяся в появлении новых таксонов, не находится в прямой зависимости от общего числа таксонов. Ранг всех таксонов одинаков. Важно отметить, что на этой диаграмме обозначена только кладогенетическая эволюция (филетическая эволюция отдельных «родословных» [филогенетических линий.— *Ред.*] могла бы быть показана, но это слишком осложнило бы схему). Если бы мы показали филетическую эволюцию в каждой «родословной», то общая скорость эволюции таксонов соответственно изменилась бы и не обязательно совпала бы с полученной при рассмотрении лишь скорости кладогенетической эволюции.

Скорость таксономической эволюции можно получить путем суммирования филетической и кладогенетической эволюции. Однако во многих случаях суммируемая информация оказывается весьма фрагментарной. Эта фрагментарность может оказывать такое влияние на конечный результат, что он не будет являться суммой скоростей кладогенетической и филетической эволюций.

Сказанное выше предполагает, что определение скорости эволюции путем сложения общей численности таксонов на единицы времени представляет собой «естественный» метод, осложненный «монографическими» эффектами или миграцией из неизвестных районов. Уильямс [264] в своей работе, посвященной палеозойским брахиоподам, показал, насколько ошибочным может оказаться результат, полученный при суммировании родов в единицу времени, и как он сильно меняется в зависимости от того, какое внимание уделяется в литературе раковинным формам определенного отрезка времени. И наконец, простое суммирование числа таксонов в единицу времени не учитывает различий между периодами большой и малой скоростей эволюции,

сочетающихся с большой и малой скоростями вымирания (рис. 23, общая численность новых таксонов и общая численность старых таксонов).

Весьма желательно изучить информацию, имеющую отношение к скорости эволюции, а именно общее число новых таксонов в определенный отрезок времени и процент новых таксонов в этот отрезок времени (т. е. число новых таксонов, разделенное на общее число таксонов в этом отрезке времени) для того, чтобы получить представление о скорости возникновения новых таксонов и об относительной скорости возникновения новых таксонов (последняя дает возможность взглянуть на скорость эволюции независимо от числа таксонов, существовавших в течение любого промежутка времени; см. примеры по силуру и девону, рис. 22).

При любом рассмотрении скоростей таксономической эволюции очень важно понять следующее. Изучая геологическую летопись, мы фактически имеем дело со скоростью *появления* новых таксонов. Эту скорость появления мы интерпретируем как точно отражающую скорость таксономической эволюции, как внезапную миграцию и расселение неизвестных ранее таксонов (источники не обнаружены в древних породах) или как сочетание и того и другого. Иначе говоря, нельзя полагать, что скорость появления таксонов синонимична скорости таксономической эволюции. При рассмотрении рис. 22 становится понятно, что в некоторых случаях скорость появления и скорость таксономической эволюции почти идентичны, но в других случаях скорость появления таксонов, несомненно, в основном отражает миграцию, а не скорость таксономической эволюции. О каждом случае следует судить особо (появление большого числа таксонов, не имеющих известных предшественников, вполне можно объяснить миграцией из неизвестного, но существовавшего ранее источника).

Весьма желательно разложить эту скорость эволюции на максимально возможное число составляющих [230]. Реальную картину распределения ископаемых форм, по моему мнению, можно использовать для определения фактора, касающегося разных величин популяций, члены которых свободно скрещиваются между собой, и их явного очень сильного влияния на общую скорость эволюции. Читатель должен помнить, что мы предполагаем одинаковую плотность популяций для всех рассматриваемых таксонов (подобное предположение об одинаковой плотности популяций, конечно, не подтвердится в деталях, но для оценки порядка величины оно вполне приемлемо).

Если мы нормализуем скорость эволюции для популяций разной величины, то мы сможем проанализировать и другие, ранее неясные факторы. Таким путем мы сможем определить эффект разных физических параметров среды. Затем мы также должны узнать, действительно ли разные интервалы времени характеризуются разными скоростями эволюции, которые можно было бы объяснить переменами в земном магнитном поле, разной космической радиацией или другими биологическими и физическими факторами.

Если мы сможем определить скорости филетической, кладогенетической и таксономической эволюций (по методу Симпсона [230]), то мы сможем также определить скорости филетического и таксономического вымирания (как указывал Ньюэлл [190]). Однако в этом последнем случае очевидно, что скорость филетического вымирания является синонимом скорости филетической эволюции. Скорость таксономического вымирания будет простой суммой числа исчезнувших таксонов в единицу времени, а скорость таксономической эволюции — простой суммой видов в единицу времени. Новая количественная характеристика, именуемая скоростью окончательного вымирания, определяется по окончанию филетических групп. Ее можно измерить, сосчитав количество окончательно вымерших форм в единицу времени для генеалогических древ. Скорости окончательного вымирания позволят более точно определить факторы окружающей среды, влияющие на вымирание, чем скорости таксономического вымирания.

К сожалению, скорость таксономического вымирания включает результаты как филетического, так и окончательного вымирания. Иначе говоря, скорость таксономического вымирания есть смешанная величина, так же как скорость таксономической эволюции есть смешанная величина, объединяющая влияние филетической эволюции, эволюционного разнообразия (кладогенез) и даже миграции (скорость появления таксонов — предмет нашего исследования) из неизвестных источников.

Скорость филетической эволюции (по терминологии многих палеонтологов, «биосерия») можно рассматривать в связи с временем существования таксонов, относящихся к эволюционирующему ряду поколений. Скорость филетической эволюции представляет собой меру скорости, с которой эволюционируют таксоны. Недолго живущие таксоны относятся к быстро эволюционирующим линиям, а таксоны с большой продолжительностью жизни — к медленно эволюционирующим. Скорость филетической эволюции не зависит от числа сообществ.

Скорость кладогенетической эволюции представляет собой меру числа ответвлений (кладогенез), возрастающих, уменьшающихся или остающихся постоянными. В однотаксонном ряду поколений скорость кладогенетической эволюции равна нулю, так как в этом случае не происходит увеличения числа таксонов за отрезок времени. Скорость кладогенетической эволюции связана со скоростью филетической эволюции, но не зависит от нее. Разные ветви, отделившиеся от предкового таксона, могут иметь разные скорости филетической эволюции. Скорость кладогенетической эволюции в большой степени, если не полностью, зависит от числа сообществ, причем последнее в свою очередь тесно связано с количеством биогеографических единиц.

Скорости кладогенетической и филетической эволюций нельзя вычислить на основе одного таксона, предки и потомки которого неизвестны. Такие изолированные единичные таксоны, если они морфологически далеко удалены от своих потенциальных потомков или предков, не могут принести никакой пользы при подобных вычислениях. Если такие таксоны относительно близки морфологически к потенциальным родственникам, то, исходя из скорости эволюции, можно определить положение во времени их прямых предков, потомков и даже неизвестных морфологически промежуточных форм.

Скорость филетической эволюции зависит от величины популяций, а скорость кладогенетической эволюции — от количества сообществ и биогеографических единиц в любой определенный период времени (если отсутствуют симпатрические виды, относящиеся к одному сообществу!). Эти две величины, как указывал Майр [174], варьируют независимо друг от друга. Поэтому можно найти примеры высокой или низкой скорости кладогенетической эволюции, которые также характеризуются либо высокой, либо низкой скоростью филетической эволюции. Так, для видов *Eocoelia*, широко распространенных в позднем лландовери Северного силурийского царства, характерна высокая скорость филетической эволюции, но нулевая скорость кладогенетической эволюции. Роды пентамеринид в лландовери и раннем венлоке характеризовались очень низкой скоростью филетической эволюции и низкой скоростью кладогенетической эволюции. В позднем венлоке и лудлове, для которых характерно обилие изолированных рифов, пентамериниды имели высокую скорость кладогенетической эволюции. В конце нижнего девона брахиоподы мутатионеллиниды имели среднюю скорость филетической и высокую скорость кладогенетической эволюции.

Как скорость кладогенетической эволюции, так и скорость окончательного вымирания тесно связаны с присутствием барьеров и рифов; причем вторые представляют собой лишь особый случай провинциализма, в котором пространства между рифами служат барьерами («микропровинции», если вам угодно). Скорость кладогенетической эволюции будет быстро возрастать с появлением новых фаунистических барьеров и затем быстро снижаться.

Иначе говоря, быстрое увеличение разнообразия есть в определенной мере функция появления фаунистических барьеров. Повышение скорости окончательного вымирания может служить доказательством исчезновения барьеров, а также разного рода катаклизмов. И то, и другое, разумеется, можно рассматривать в связи с изменением числа сообществ, которое также связано с барьерами, препятствующими распространению фауны.

Совершенно очевидно, что все рассматриваемые здесь скорости эволюции в большой мере зависят от степени изученности. Трудно быть уверенным в том, что подвиды, виды, роды или семейства, выделенные исследователем для одной группы животных, точно сопоставимы с таксонами, используемыми другим ученым для иной, неродственной группы. Однако вероятно, что таксономический уровень, используемый любым специалистом, не будет сильно превышать применяемый другим, т. е. род в понимании одного ученого не будет настолько отличаться по рангу, чтобы его можно было принять за вид в понимании другого ученого или подсемейство в понимании третьего ученого. В любом случае разные скорости, о которых здесь идет речь, несомненно, будут зависеть от принятого таксономического ранга, т. е. виды будут иметь такую же или большую скорость эволюции, как роды и т. д. Эта же проблема возникает при рассмотрении биогеографических подразделений. Чем меньше рассматриваемая таксономическая категория, тем более мелкие биогеографические единицы можно выделить [31].

Скорость вымирания

Под скоростью вымирания здесь мы понимаем уменьшение общего числа старых таксонов (рис. 22, *в*; 23) в единицу времени (филетическое вымирание + + окончательное вымирание = таксономическое вымирание). Процентную скорость вымирания мы определяем здесь как изменение процентного отношения, получаемого при делении общего количества таксонов на число таксонов, вымирающих в единицу времени (рис. 22). Она, несомненно, обусловлена рядом сложных факторов, часть которых зависит друг от друга, а другая — нет. Следует отметить, что для брахиопод силура — девона характерна зависимость между скоростью таксономического вымирания и числом биогеографических единиц. При уменьшении количества биогеографических единиц, как, например, вблизи границы между эмсом и эйфелем, скорость таксономического вымирания возрастает, т. е. большое количество таксонов (см. рис. 17 и 21), присутствовавших в период высокой степени провинциализма (зиген — эмс), сократилось в период значительного снижения провинциализма (эйфель). Подобная зависимость может означать, что исчезновение барьеров открывает путь для конкуренции за место и пищу между ранее изолированными таксонами. Но эта борьба непродолжительна. Чем иначе объяснить явное уменьшение (рис. 17) числа родов хонетид вблизи этой границы, сопровождавшееся уменьшением числа родов многих групп девонских брахиопод на границе между нижним и средним девоном или вблизи нее (рис. 27)?

Исчезновение препятствий для миграции фауны, ведущее к космополитизму, может либо совпадать с улучшением климата, либо нет. Если произойдет улучшение климата, то, по мнению Валентайна [246], более однородный климат, естественно, приведет к увеличению скорости окончательного вымирания, которая дополнит увеличение скорости окончательного вымирания, вызванного уничтожением барьеров. В случае если эти барьеры регулируются климатом или зависят от него, эти два эффекта сливаются в один. На границе среднего и позднего лландовери наблюдается увеличение скорости таксономического и окончательного вымирания таксонов брахиопод, соответствующее появлению ряда новых таксонов, причем многие из них известны в древних слоях лишь на юго-востоке Казахстана. Чтобы понять

процессы вымирания, естественно, необходимо рассмотреть множество других объяснений и механизмов, но внезапная борьба за место и пищу после исчезновения барьеров заслуживает самого серьезного внимания как главный механизм. Внимательного изучения также требует эволюционное изменение широты ниши. Периодическое исчезновение рифов — еще один фактор, важный для понимания скорости вымирания.

Значительное увеличение скорости окончательного вымирания родов брахиопод в масштабе земного шара, где-то на границе ордовика и силура достигшее более 60% (рис. 22) [35], коррелируется также с континентальным оледенением в позднем ордовике — раннем силуре и с последующим таянием ледяного покрова [22]. Это знаменательное событие, сопровождавшееся отступлением моря с огромных территорий континентальных платформ, вероятно, заметно сказалось на бентической морской фауне и повлекло за собой изменение распределения температур. Хатт и др. [125] отмечает также заметное уменьшение числа таксонов граптолитов между ордовиком и силуром, соответствующее по времени этому же периоду оледенения.

Обзор глобального вымирания в позднем ордовике показывает, что в этом процессе участвовали как биотические, так и физические регулирующие факторы. Значительная регрессия в позднем ордовике, связанная с максимальным оледенением и понижением уровня моря, должна была уменьшить величину популяций и ускорить филетическую эволюцию. Однако эта тенденция, способствовавшая увеличению скорости филетической эволюции, возможно, шла в условиях более сурового климата (изменение от холодного климата на юге до теплого влажного климата на севере, во время которого произошло образование латеритов) и уменьшения провинциальных барьеров где-то на границе между ордовиком и силуром, что способствовало расширению борьбы за территорию и пищевые ресурсы между группами, обладавшими одинаковыми требованиями, которая привела к сильному понижению скорости таксономической эволюции (однако не к такому сильному, как при вымирании в климатически идентичных условиях перми и триаса).

Явная однополюсная картина климата в силуре и девоне (холодное Мальвинокаффрское царство южного полушария в противоположность теплому климату на остальной части земного шара) заметно контрастирует с биполярным климатом, который, по-видимому, существовал в последевонское время (возможно, после живета или после франа). Этот контраст становится более очевидным, если принять модель дрейфа континентов, на которой современные материки соединялись вместе так, что район северного полюса оставался свободным от суши, где могли бы наблюдаться свидетельства холодного климата. Надо ли говорить, что такая модель является пока умозрительной и недоказанной, что вынуждает нас пока еще рассматривать модель однополюсного климата.

В связи с этими основными периодами вымирания в морских царствах силура и девона необходимо заметить, что установленная здесь корреляция между вымиранием и исчезновением барьеров, т. е. возвратом условий космополитизма и уменьшения провинциализма, применима только к границам ордовика и силура, среднего и верхнего лландовери и нижнего и среднего девона, но она не может быть применена в случае весьма значительного вымирания, имевшего место в верхнем девоне на границе франа и фамена [181]. Мак-Ларен считает, что сильное вымирание многих групп в масштабе земного шара (около 60% брахиопод, см. рис. 22) примерно на границе франа и фамена можно объяснить какой-то еще не известной катастрофой (вымирание в конце ордовика отличается от этого тем, что оно совпадает как с ледниковым периодом, так и с нивелированием барьеров, способствовавших провинциализму). Юри [245] допускает теоретическую возможность столкновения комет, повлекшего за собой быстрые биотические изменения. Но чтобы оценить такую возможность для франа—фамена, мы имеем слишком мало данных.

7—0214

Многократные окончательные вымирания в конце пржидола (рис. 22) совпадают с исчезновением большинства рифов.

При изучении скорости вымирания весьма важно учитывать разницу между концом существования таксона (окончательное вымирание), который больше не дает потомков (большинство хонетид, рис. 17), и концом существования таксонов, которые дают начало новым таксонам (эоцелиды на рис. 18). Высокая скорость вымирания эоцелид — это еще один способ выражения высокой скорости их филетической эволюции, в то время как высокая скорость окончательного вымирания хонетид, как полагают, связана с уничтожением фаунистических барьеров на границе нижнего и среднего девона. Эти два явления нельзя путать [32]. На рис. 27 приведены примеры обоих типов (на уровне родов).

При попытке оценить информацию о скорости вымирания ученый должен рассматривать проблему скорости окончательного вымирания по возможности отдельно от скорости филетического вымирания (т. е. филетической скорости эволюции), так как скорость филетического вымирания представляет собой величину, весьма отличную от скорости окончательного вымирания. Тот факт, что скорость таксономического вымирания включает сумму скоростей филетического вымирания и окончательного вымирания, требует очень внимательного изучения изменений скорости таксономического вымирания. У нас нет оснований считать, что скорость окончательного вымирания и скорость филетического вымирания изменяются вместе в одном и том же направлении и (тем более) с одной и той же скоростью!

Во времена большой скорости филетического вымирания, например характеризующиеся высокой степенью провинциализма и регрессии, скорость таксономического вымирания будет выше, чем во времена высокой степени космополитизма, благодаря влиянию величины популяции. Различные скорости таксономического вымирания, связанные с разными скоростями филетического вымирания, могут сочетаться со скоростями окончательного вымирания, которые не связаны со скоростями филетического вымирания. Это не следует забывать при изучении рис. 22.

Основные периоды окончательного вымирания — величины достаточно большие, чтобы полностью затушевать различия в скорости филетического вымирания, имевшей место до и после, так как преобладает скорость окончательного вымирания. Поэтому только для периодов «средней» скорости вымирания можно получить более надежные данные о скорости окончательного вымирания путем вычитания значений разных скоростей филетического вымирания из скоростей таксономического вымирания. Например, учитывая сказанное выше, мы можем легко установить время разных скоростей таксономического вымирания, вызванных разными скоростями филетического вымирания, в основе которых лежит постоянная скорость окончательного вымирания. Можно представить себе еще много других подобных аномалий.

Случаи глобального вымирания

Известны три крупных случая глобального вымирания: в конце ордовика, в конце франа и в конце перми. Все три случая имеют некоторые общие черты, хотя, учитывая их малочисленность, они могут быть простым совпадением. Для всех трех случаев характерно резкое сокращение числа таксонов всех рангов, начиная от вида [33]. В позднем ордовике вымирание охватило около 60% таксонов, в конце франа — свыше 60% [34], а в конце перми — более 95%! Во всех трех случаях, как предполагают, основной причиной были физические события [35], хотя только для ордовикского вымирания мы имеем достаточно геологических свидетельств, чтобы дать правдоподобное объяснение (обширные площади оледенения в южном полушарии, сильное измене-

ние климата с севера на юг, обширная регрессия моря). Во всех трех случаях за этими событиями, соответственно в раннем лландовери, фамене и раннем триасе, последовало быстрое развитие и распространение от низкого до умеренного уровня разнообразия космополитной фауны, развившейся из немногих ранее существовавших систематических единиц. Затем имело место быстрое увеличение чисел таксонов и сообществ, в результате чего быстро восстановилось довольно богатое таксономическое разнообразие. Наиболее интенсивным было пермское вымирание, за ним следует франское и далее ордовикское, но сходство всех трех случаев поразительно! В каждом случае имела место гибель большого количества существовавших ранее таксонов, сообществ и биогеографических подразделений, затем наступал период космополитизма, небольшой численности сообществ и небольшого таксономического разнообразия. Все три случая массового вымирания имеют важное значение, особенно при определении процентного отношения ранее существовавших таксонов к погибшим, а также к таксонам, подвергшимся максимальному вымиранию. Причем гибель многих последних приписывается действию менее сильных физических и биологических факторов. Но ни один из этих факторов не ускоряет и не замедляет эволюцию в такой степени, как величины популяций, члены которых свободно скрещиваются между собой. Меньшее число таксонов после периодов вымирания и их широкое расселение способствуют образованию более крупных медленно эволюционирующих популяций. Исключение составляют широко распространенные сообщества, занимающие сравнительно небольшую площадь и характеризующиеся более мелкими популяциями. Следует отметить единообразие и хорошую коррелируемость этих фаун по всему миру, заметно контрастирующих с более обычными, более провинциальными фаунами. Нам, например, гораздо легче объяснить глобальное распространение раковинных форм лландовери, фамена или раннего триаса, чем такое же распространение фауны ашгилла, живета — франа или поздней перми. Таким образом, рассматриваемые события указывают на (1) снижение темпов таксономической и кладогенетической эволюции, (2) возрастание темпов филетической эволюции и (3) возрастание темпов окончательного вымирания.

Ясно, однако, что между периодами глобального вымирания и следовавшими за ними периодами особенно ярко выраженного космополитизма может не быть корреляции. Данные, о которых мы только что говорили, показывают, что космополитные фауны действительно развивались в раннем лландовери, фамене и раннем триасе после периодов интенсивного вымирания, имевших место соответственно в конце ашгилла, франа и перми. Но это обстоятельство совпадает также с такими климатическими и географическими условиями, которые в какой-то степени способствуют космополитизму. После вымирания в позднем мелу «новая» фауна была высокопровинциальной из-за появления различных барьеров, препятствовавших миграции и скрещиванию членов популяции между собой [36]. Иначе говоря, совсем не обязательно, чтобы за процессами глобального вымирания следовали периоды преобладания космополитов или чтобы непосредственно перед вымиранием имели место периоды преобладания провинциальной фауны (франский век непосредственно предшествовал процессу сильного вымирания, но он отнюдь не характеризуется большой провинциальностью фауны).

Особых комментариев требует связь случаев вымирания и низкого таксономического разнообразия фауны в позднем ашгилле и пермо-триасе с регрессией моря, проявившейся на всем земном шаре. Пермо-триас — это время глобальной регрессии, сравнимое по масштабам только с позднетретичным — современным этапом, поздний ашгилл в этом отношении не столь примечателен. Наиболее значительными были вымирание и соответствующее уменьшение разнообразия в пермо-триасе, которые происходили в условиях сравнительно однообразного климата [152]. Поздний ашгилл — это время

значительных глобальных «однополярных» климатических переходов от покрытых льдом южных районов до теплых северных районов. Позднетретичный — современный период — это время интенсивных «биполярных» климатических переходов с севера на юг. Пермо-триас характеризуется малым числом широко распространенных сообществ морских животных (в раннем триасе), поздний ашгилл — гораздо большим числом этих сообществ, а позднетретичный — современный период — очень высоким числом гораздо менее широко распространенных сообществ морских организмов.

Таким образом, общее небольшое разнообразие (по раннему триасу см. [152]) и высокую скорость вымирания в пермо-триасе можно объяснить как результат широкой регрессии в сочетании с очень однородным климатическим режимом, который способствовал появлению сообществ очень широко распространенных морских животных, характеризующихся более крупными популяциями, при соответствующем небольшом общем разнообразии. Более высокая степень климатического разнообразия в позднем ашгилле обеспечила существование гораздо большего числа сообществ меньших размеров, что способствовало гораздо большему разнообразию фауны, чем это наблюдалось в пермо-триасе. И наконец, возможно более высокая степень провинциализма в позднетретичном — современном времени наряду с многочисленными барьерами, препятствовавшими распространению фауны (включая крупные перешейки, пересеченные изотермами), обеспечили существование огромного числа сообществ с соответственно высоким разнообразием фауны. Эти эпизоды вымирания, связанные с регрессией, сообществами, биогеографией и климатом, не помогают объяснить процесс вымирания в позднем фране (широко распространившаяся трансгрессия, умеренное число сообществ животных, преобладание космополитизма). Вымирание в позднем мелу связано как с высокой скоростью окончательного вымирания, так и с широкой регрессией моря и большим разнообразием фауны. Оно отличается от процессов вымирания в позднем ашгилле, позднем фране и в пермо-триасе тем, что за ним не следовал период космополитизма. В отношении вымирания в позднем мелу можно предположить, что обширная регрессия и возрастающие климатические градиенты вызвали кризис фауны, который привел к высокой скорости окончательного вымирания, а также появление более мелких популяций, что способствовало продолжению быстрой филетической и кладогенетической эволюции, давшей начало новым таксонам. Это может означать, что во время регрессии существовал какой-то порог, который (если его переступить) приводит к повсеместному окончательному вымиранию, вызванному рядом факторов. Возможно также, что этот порог допускает существование довольно маленьких популяций среди оставшихся таксонов, что способствует быстрой филетической эволюции. С этой точки зрения высокая скорость окончательного вымирания и высокая скорость филетической эволюции при определенных условиях могут сосуществовать с небольшой скоростью таксономической и кладогенетической эволюции. Несомненно, существуют еще какие-то дополнительные факторы, которые очень важны для понимания вопросов вымирания и разнообразия фауны и которых мы здесь не касаемся.

Рассматривая с точки зрения величины популяции процесс вымирания, незначительное разнообразие фауны и появление множества новых таксонов более высокого, чем род, ранга в пермо-триасе, можно сделать вывод, что участки мелководья с однообразными условиями, характеризовавшиеся сравнительно небольшим числом сообществ, были местами очень быстрой эволюции в течение «скрытого, не сохранившегося в ископаемом состоянии» пограничного интервала. В период максимальной регрессии эти сообщества могли бы быть изолированы таким образом, что это благоприятствовало очень быстрой эволюции (об аналогичных явлениях говорил Майр [173], касаясь изолированных популяций рыб в озерах и прудах). Этот вывод по-

могает объяснить «внезапное» появление такого множества новых таксонов на уровне выше рода в короткий промежуток времени — таксонов, которые отсутствовали в морских фаунах самой верхней части перми, но появились и получили широкое распространение в морской фауне самой нижней части триаса. Подобное толкование факторов, регулирующих скорости эволюции и вымирания фауны узких морских шельфов, согласуется с низкой скоростью эволюции одновозрастных наземных организмов.

Организмы, выжившие в период вымирания

Бретски [62] предполагает, что организмы, выжившие в главный период вымирания (например, пермо-триасовый или ордовикско-силурийский), относятся скорее всего к космополитам. Он также отмечает, что расцвет провинциализма можно ожидать до главного периода вымирания, а не после. Изучение остатков замковых брахиопод показывает, что Бретски слишком упростил реальное положение вещей.

Расцвет космополитизма может происходить по обе стороны периода вымирания (вымирание во фране — фамене); провинциализм может наблюдаться до вымирания, а космополитизм — после него (вымирание в ашгилле — лландовери); провинциализм может фиксироваться как до, так и после вымирания (поздний мел — раннетретичное время). В принципе могут иметь место примеры космополитизма до вымирания, после которого следует преобладание провинциализма, но автору такие примеры неизвестны.

Причины, вызывавшие такие сильные вымирания, многочисленны и разнообразны. Геологическая летопись показывает, что факторы, способствовавшие развитию провинциальной и космополитной фаун, не находятся в прямой зависимости от факторов, способствовавших сильным вымираниям.

Из 45 таксонов замковых брахиопод, перешедших в лландовери после вымирания в ашгилле, 27% (12 таксонов) относятся к редким. Почти столько же процентов составляют редкие таксоны во всей фауне раннего лландовери (включая новые формы). Несмотря на то что фауна лландовери гораздо более космополитична, чем фауна ашгилла, мы не имеем никаких свидетельств, что вымирание сыграло в этом первостепенную роль. Устойчивое снижение уровня провинциализма в раннем ордовике переходит в лландовери в условия большего космополитизма. Из рис. 26, *М* видно, что силур Мальвинокаффрского царства (включая лландовери) характеризуется высокой степенью провинциализма, а это указывает на интенсивное развитие барьеров, препятствовавших миграции фауны в силуре так же, как и до силура, хотя процесс обширного вымирания захватил и этот район. За вымиранием силурийской фауны Мальвинокаффрского царства последовало появление другой, эндемичной, не родственной фауны!

Двадцать три таксона брахиопод, которые обитали на границе франа и фамена, были космополитными до и после вымирания, как и большинство таксонов, которые не жили на этой границе.

Ситуация с позднемеловыми — раннетретичными мелководными моллюсками определенно указывает, что условия интенсивного провинциализма имели место как перед, так и после основного периода вымирания.

Вымиранию на границе франа и фамена предшествовал основной интервал (фран) космополитизма, наступивший после постепенного уменьшения провинциализма, следовавшего за периодом высокой степени провинциализма в раннем девоне. Все вышесказанное, конечно, характерно и для ордовика, где устойчивое снижение ордовикского провинциализма предшествовало вымиранию в ашгилле — лландовери.

Главное событие такого типа в фанерозое, вымирание на границе перми и триаса, возможно, чрезмерно повлияло на выводы Бретски, так как это, вне всякого сомнения,— пример провинциализма, предшествовавшего выми-

ранию, за которым следовал период космополитизма. Однако приведенная здесь информация дает основание считать ошибочным вывод, что факторы, влияющие на главные периоды вымирания, совпадают с факторами, регулирующими уровни космополитизма и провинциализма. Эти факторы могут быть связаны, но не действовать одинаковым образом. Бретски [288], в сущности, делает вывод, что факторы, регулирующие главные процессы вымирания, ведут к устранению барьеров, препятствующих миграции и смешению фаун, т. е. что за вымиранием следует провинциализм. А это не так.

Глава 4

Выводы, касающиеся эволюции и вымирания

Влияние величины популяций

Главный вывод, к которому мы пришли, состоит в том, что величина популяций на всем земном шаре обратно пропорциональна скорости эволюции независимо от того, является ли она филетической, кладогенетической или таксономической (а также морфологической, хотя отдельно она нами не рассматривалась). К такому выводу нас приводят все данные, касающиеся величины популяции (число особей, относящихся к рассматриваемому таксону). Отсюда неизбежно следует, что величина популяции является главным фактором, влияющим на скорость эволюции. Но кроме этого, основного фактора имеется еще множество других, менее важных, значение которых в большинстве случаев маскируется доминирующим влиянием величины популяции. Величины популяций мелководных морских беспозвоночных в большой степени зависят от ряда факторов, которые могут быть оценены по геологической летописи: размер и количество биогеографических подразделений; размер и число сообществ; количество, размер и распределение рифов; сильные или незначительные климатические колебания, выступающие в роли одного из главных барьеров, определяющих наличие или отсутствие биогеографических единиц; площадь континентальных платформ, покрытых мелководными морями (главный регулятор величины сообществ мелководных беспозвоночных) в периоды трансгрессии и регрессии. Имеются, конечно, и другие важные факторы, связанные с величиной популяции, например наличие пищи, но здесь мы их не рассматриваем.

Скорости окончательного вымирания также тесно связаны с этими переменными в тех случаях, когда вымирание зависит от борьбы за место и пищу.

Рассмотрение этих переменных показывает, что скорости кладогенетической и филетической эволюции могут большей частью изменяться независимо друг от друга. Ярким примером этого является вымирание в пермотриасе, когда высокая скорость филетической эволюции сочеталась с высокой скоростью несколько предшествовавшего ей окончательного вымирания и с низкой скоростью кладогенетической эволюции.

Главным следствием обширной регрессии моря было повсеместное уменьшение величины популяций. Пока это уменьшение величины популяций равномерно влияет на все сообщества, должно иметь место общее увеличение скорости эволюции, характерное для популяций меньших размеров [37]. Однако по мере продолжения регрессии будет также иметь место уменьшение числа сообществ, обусловленное отступанием моря и изменением окружающих условий. Исчезновение определенных сообществ, вероятно, сделает возможным увеличение размеров популяций у некоторых других групп на фоне общего уменьшения размеров популяций, в то время как остальные сообщества будут эволюционировать с большей скоростью благодаря меньшей величине своих популяций. Когда регрессия достигнет наивысшей степени, можно предсказать, что на самых краях континентальных шельфов число сообществ

будет намного меньше, чем во время трансгрессии, величина популяций также будет меньше, а скорость филетической эволюции увеличится. Уменьшение числа сообществ ведет к окончательному вымиранию. Отсюда следует, что увеличение скорости окончательного вымирания в период обширной регрессии моря сопровождается увеличением скорости филетической эволюции. Однако при этом нельзя оставлять без внимания такие факторы, как космополитное и провинциальное развитие, наличие климатической дифференциации или ее отсутствие, а также присутствие или отсутствие рифов.

Наличие сильно дифференцированного климата и высокой степени провинциализма [38], связанного с наличием барьеров, препятствующих распространению фауны, значительно увеличивает количество потенциальных сообществ, что в свою очередь сильно уменьшает общую величину популяций в одном сообществе и значительно увеличивает скорость филетической и кладогенетической эволюции. Такого же результата следует ждать от широкого распространения рифов.

На рис. 1 графически изображены эти три тенденции. Весьма важно иметь в виду, что в условиях однородного климата, космополитизма и отсутствия рифов число сообществ будет гораздо меньше, величина популяций — больше, таксономическое разнообразие — меньше, скорость таксономической эволюции — ниже, скорость кладогенетической и филетической эволюций — ниже и скорость вымирания — ниже, чем в противоположных условиях. Противоположная ситуация: большое число сообществ, более мелкие популяции, большее таксономическое разнообразие, более высокая скорость кладогенетической и других эволюций как в период трансгрессии, так и регрессии имеет глубокие последствия. Это значит, что в период сильной регрессии могут иметь место большое или небольшое таксономическое разнообразие; большое или небольшое число сообществ, высокая скорость вымирания, высокая скорость филетической эволюции, высокая или низкая скорость таксономической эволюции, высокая или низкая скорость кладогенетической эволюции и весьма разные величины популяций. Эти различные обстоятельства, связанные с упомянутыми выше переменными, помогают нам связать разные скорости эволюции и вымирания, продемонстрированные фанерозойской летописью, с динамикой величины популяций в единство, которое для своего объяснения не требует привлечения неизвестных внеземных агентов, изменения состава морской воды и т. д.

Иными словами, фактическая форма кривых, показанных на рис. 23, определяется взаимодействием всех факторов, влияющих на величину популяции и схематически изображенных на рис. 1. Очень важно понять, что каждый из этих факторов взаимодействует со всеми другими, определяя величину популяции.

Соответственно варьируя эти факторы во времени, мы можем получить бесконечное количество полностью адекватных комбинаций для объяснения изменений скорости эволюции, скорости вымирания, таксономического разнообразия, числа сообществ и величины популяций, наблюдаемых в геологической летописи.

Все вышеперечисленные переменные считаются непрерывными или почти непрерывными (число сообществ — параметр не строго непрерывный, но большие его значения позволяют считать эту переменную непрерывной). Эти величины не катастрофические. Для объяснения же вымирания в фране — фамене мы должны привлечь какие-то катастрофические обстоятельства, так как любые попытки простого объяснения терпят неудачу [180]. Всемирная катастрофа незамедлительно увеличит скорость окончательного вымирания, снизит скорость таксономической и кладогенетической эволюции, уменьшит величину популяций, вероятно, значительно уменьшит число сообществ (в том случае, *если* различные сообщества по-разному реагируют на разные катастрофы), а также увеличит скорость филетической эволюции

(в связи с уменьшением величин популяций). Мы можем представить себе множество физических и биологических катастроф, но трудно найти геологические доказательства, которые действительно подтвердили бы их реальность. Заслуживает рассмотрения гипотеза Юри [245] о столкновении комет. Была установлена большая климатическая дифференциация в периоды оледенения, но в смысле мгновенности это отнюдь не катастрофа. Местные извержения вулканов, конечно, являются катастрофами, но даже их суммарный эффект в мировом масштабе должен быть незначительным.

С геологической точки зрения «внезапное» появление в начале кембрия скелетных элементов у многих главных групп животных говорит о том, что этому явлению непосредственно предшествовала исключительно высокая скорость филетической эволюции, так как мы не видим переходных форм, которые следовало бы ожидать, если эволюция была более постепенной. Поздний докембрий и ранний кембрий в целом с этой точки зрения — время сильной регрессии моря с большинства платформ. Подобная регрессия должна была способствовать повышению скорости филетической эволюции в этом интервале времени. То же самое можно сказать в отношении переходного интервала поздняя пермь — ранний триас. Но весьма сомнительно, чтобы только регрессия могла вызвать столь сильное вымирание. Регрессию, вероятно, следует рассматривать как дополнительный фактор, действующий в том же направлении, что и другие факторы, еще более важные для чрезмерного повышения скорости филетической эволюции. У нас нет оснований предполагать, что климат, число сообществ животных или условия провинциализма — космополитизма в критический период докембрия (непосредственно перед отложением кембрийских толщ с ископаемыми остатками) намного отличались от таковых в кембрии. Следовательно, теперь мы должны обратиться к другим факторам окружающей среды, которые еще не рассматривались как важные регуляторы скорости эволюции [39].

Силур. *Ранний и средний лландовери.* Мы не имеем подробной информации о территориальном распределении сообществ в нижнем и среднем лландовери, за исключением сообщества *Virgiana* (это сообщество почти на 100% состоит из *Virgiana*). Информация по виргианидам — самая богатая и важная. Они известны только в карбонатных породах, их присутствие в геосинклинальных условиях неизвестно (несколько исключений, которые можно найти, не меняют общей картины).

Роды складчатых виргианид *Platymerella* и *Virgiana* известны в Северной Америке [17]. *Platymerella* встречается в узкой полосе, протягивающейся от северного Иллинойса на юг в центральную часть Кентукки, и охватывает сравнительно небольшую часть раннего и среднего лландовери. Таким образом, это высокоэндемичный провинциальный таксон, существовавший в течение относительно короткого периода времени, возможно, в каких-то особых условиях или, возможно, просто отражающий изолированность восточного края обширного пласта карбонатных пород Северо-Американской платформы, содержащего остатки *Virgiana*. Морфология и стратиграфическое положение *Platymerella* говорят о ее происхождении от *Virgiana*, поскольку она представляет собой уплощенную *Virgiana* и возникла в краевой части обширного ареала исходного (предкового) таксона.

Однако *Virgiana* широко распространена в Северной Америке [17] — от Эль-Пасо, Техас, до северной части острова Баффинова Земля и от острова Антикости до центральной Невады. Несколько видов встречаются в пределах Северо-Американской платформы, что дает основание для предположения о дифференциации морфологических типов от района к району. Но фантастическому обилию *Virgiana* просто трудно поверить! Надо увидеть его собственными глазами. Эти «виды» (внешне различающиеся в основном по величине складок, а внутри — по строению кардиналия), вероятно, приближаются

к видам в понимании неонтологов. Поскольку клины могут хорошо прослеживаться от одной «формы» к другой, может быть, лучше называть эти «виды» подвидами, отделенными друг от друга географически, или даже «расами», разделяемыми постепенными переходами. Во всяком случае, по морфологии они удивительно похожи, и идентифицировать их может только специалист, в распоряжении которого должны быть очень крупные образцы. Слои мощностью до 20—40 см, протягивающиеся по простиранию на многие километры, обычно «набиты» миллионами створок. На Северо-Американской платформе популяция *Virgiana*, члены которой свободно скрещивались между собой, в раннем и среднем лландовери, вероятно, была одной из самых больших (а может быть самой большой), когда-либо занимавших такую большую часть этого континента. За исключением *Platymerella* в Северной Америке и нескольких родов на Урале, таксоны, ведущие начало от *Virgiana*, не получили дальнейшего развития, что говорит об очень низкой скорости морфологических изменений, т. е. о медленной морфологической эволюции. Треттин [244] собрал коллекцию пентамероидных в бассейне Фокс на острове Принс-Чарльз, северная Канада, которая, возможно, содержит несколько новых таксонов виргианид. Но этот материал слишком скуден, чтобы на его основе можно было сделать какие-то выводы (если в нем окажутся новые таксоны, то их следует рассматривать как небольшие популяции краевого типа, находящиеся на границе большой популяции *Virgiana*). Дифференциация нескольких видов *Virgiana* в глобальном масштабе доказывает наличие широкого диапазона градиентов разнообразия — допустимое явление для популяции такой величины и распространения.

Virgiana также широко распространена на Сибирской платформе (включая силур Колымского массива и силур хребта Сетте-Дабан). Связь между *Virgiana* Северной Америки и Сибирской платформы недостаточно ясна, так как не проводилось сопоставления вмещающих их пород, но морфологическое сходство *Virgiana* и их одинаковое стратиграфическое положение говорят о том, что это была популяция, члены которой свободно скрещивались между собой. *Virgiana* также найдена в районе Северного Урала — Новой Земли, но здесь площади ее распространения довольно малы.

К виргианидам Северной Европы относится гладкий таксон *Borealis* (старое название — *Pentamerus borealis*). Широко распространенный в районе Балтийского моря (Норвегия, Швеция, Эстония), он встречается даже на восточной и северной границах Русской платформы. Однако он имеет гораздо более узкое географическое и стратиграфическое распространение, чем сама *Virgiana*. Представляется, что *Borealis* был предком нескольких таксонов гладких пентамеринид конца среднего лландовери. Более ограниченная площадь распространения и более короткий период существования *Borealis* согласуется с представлением, что он дает начало другим таксонам быстрее, чем сама *Virgiana*. Относительные размеры площадей распространения могут отличаться сильно (в сотни раз или более) или слабо (в 10—20 раз), в зависимости от предположений, основанных на восстановлении литофаций и палеогеографии. Во всяком случае, величины популяций, члены которых могут свободно скрещиваться друг с другом, хорошо коррелируются со скоростью эволюции. Никифорова и Сапельников [193] описали несколько своеобразных родов виргианид западного склона Северного Урала. Эти таксоны, подобно *Platymerella*, лучше всего рассматривать как строго местные провинциальные таксоны, встречающиеся вблизи географической границы (краевой источник) площади распространения группы и говорящие очень мало о величине и скорости эволюции исходной популяции (обширный источник).

Предложенная здесь гипотеза также подтверждается наличием трех встречающихся последовательно таксонов стрикландид, входящих в ограниченное по площади сообщество *Stricklandia*.

Поздний лландовери. Данные по бентосным комплексам позднего лландовери и их глобальному распределению весьма многочисленны. Гораздо меньше мы знаем о распределении сообществ внутри бентосных комплексов. Характерной особенностью позднего лландовери является широкое распространение бентосного комплекса 3, а внутри его — сообщества *Pentamerus* на Северо-Американской, Русской и Сибирской платформах. Бентосные комплексы 2, 4 и 5, наоборот, имеют весьма ограниченное территориальное распространение. Площади, занимаемые бентосным комплексом 3, превосходят остальные примерно в 100 раз. Бентосный комплекс 1 в этот отрезок времени покрывал весьма ограниченную площадь по сравнению с комплексом 3.

Имеющее широкое распространение сообщество *Pentamerus* весьма однообразно; основное место в ряде коллекций принадлежит роду *Pentamerus*. Другие сообщества в бентосном комплексе 3 сходны с сообществом *Striispirifer*, характеризующимся гораздо большим таксономическим разнообразием, но более ограниченным распространением, чем сообщество *Pentamerus*. Бентосные комплексы 4 и 5, удаленные в сторону моря от комплекса 3, почти равны или превышают его по разнообразию, а более близкий к берегу бентосный комплекс 2 имеет сравнительно небольшое разнообразие. Наименьшим разнообразием брахиопод характеризуется бентосный комплекс 1, несмотря на то что он может иметь множество таксонов двустворчатых моллюсков.

Скорость изменения формы (т. е. эволюция) в этих бентосных комплексах также различается. Хорошо известный в позднем лландовери филетический ряд *Eocoelia* характеризуется большой скоростью филетической эволюции, так же как и ряд *Stricklandia* в бентосном комплексе 4 (рис. 18). Широко распространенные и многочисленные роды *Atrypa*, *Leptaena* и *Nucleospira* в бентосных комплексах 3 и 4 эволюционировали очень медленно. Данные о таксонах в бентосном комплексе 5 весьма скудные, но все же есть основания считать, что дицелозидные брахиоподы в этот интервал времени эволюционировали быстро, а *Skenidioides* — очень медленно. Не установлено признаков быстрой эволюции организмов, входящих в бентосный комплекс 3 или в бентосный комплекс 1. Заключение о медленной эволюции кажется справедливым для бентосного комплекса 3, так как входящие в него раковины изучались столь же тщательно, как и раковины других бентосных комплексов. Однако изученность таксонов комплекса 1 еще недостаточна для того, чтобы утверждать, что кажущееся отсутствие эволюции отражает биологическую ситуацию, а не недостаточное внимание к данному вопросу. Суммировав всю эту информацию, можно сказать, что скорость изменения формы у брахиопод позднего лландовери хорошо коррелируется с величиной популяции, члены которой свободно скрещивались между собой, хотя этот вывод сделан почти исключительно на основе данных по платформам. Если же рассматривать только данные по геосинклиналям, которые скудны по сравнению с данными по платформам, то между величиной популяции и скоростью эволюции не удается установить никакой связи, что еще раз подчеркивает важность иметь большую выборку по всему земному шару. Это происходит потому, что в геосинклинали гораздо труднее оценить площади, занятые таксонами.

Венлок — лудлов. Данные по раннему венлоку говорят о том, что фауны и сообщества, относящиеся к бентосным комплексам 1—3, просто являются продолжением фаун и сообществ позднего лландовери. Однако, начиная от части бентосного комплекса 3 и кончая комплексом 5, мы наблюдаем начало увеличения эндемизма, характерного для раннего венлока. Информация по среднему венлоку недостаточна, но по позднему венлоку — лудлову — исключительно богата. В позднем венлоке — лудлове наиболее широкое распространение имеет бентосный комплекс 3, и ни для сообщества сравнительно подвижных вод *Kirkidium*, ни для сообщества малоподвижных вод *Dicaelosia* — *Skenidioides* нет убедительных доказательств быстрой эволюции

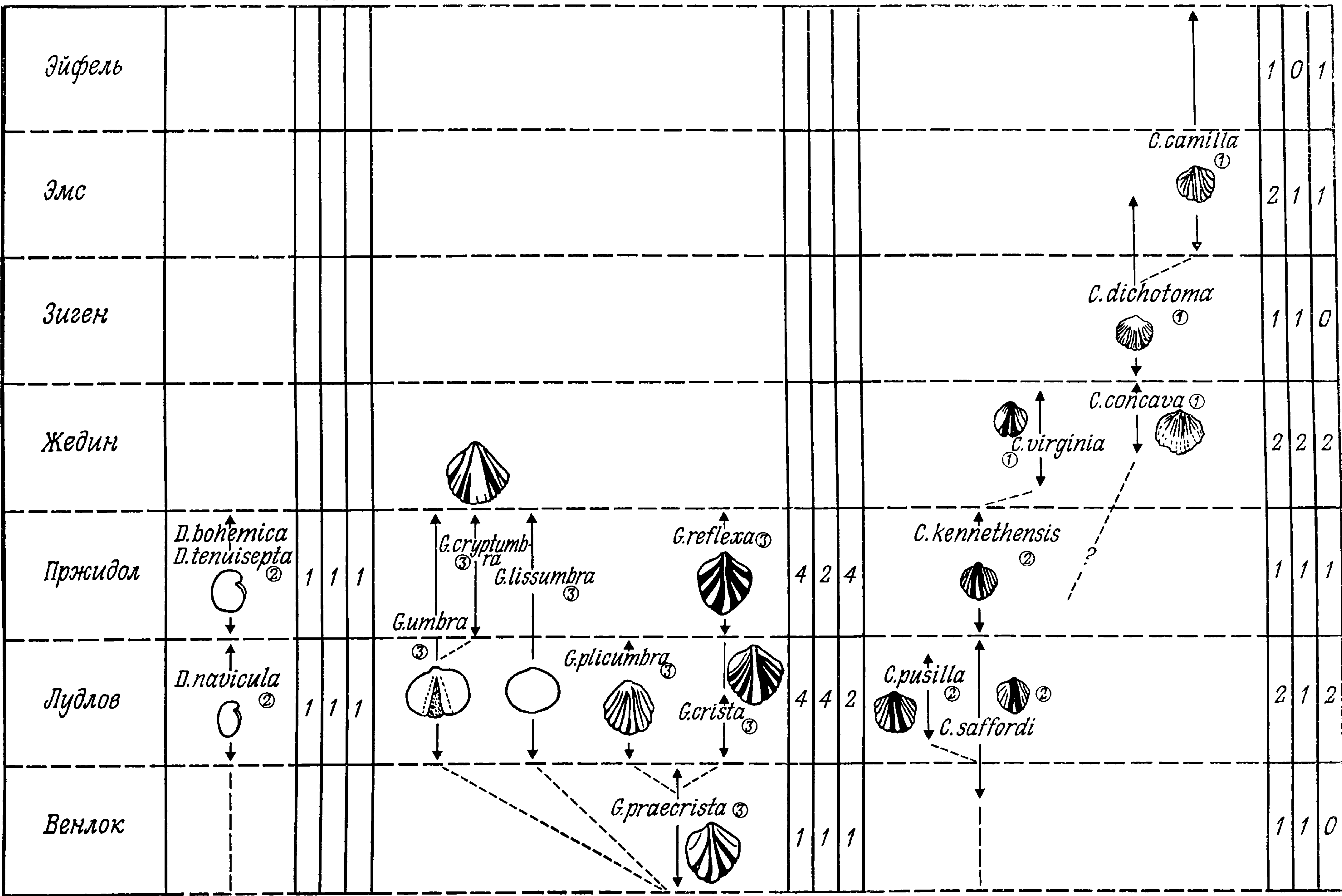


РИС. 24. Генеалогическое древо видов атрипацеа, принадлежащих родам *Dayia*, *Gracianella* и *Coelospira*.

Обратите внимание на связь между числом таксонов в единицу времени и степенью провинциализма (наивысший — в раннем девоне, умеренный — в пржидоле, небольшой — в лудлове и самый низкий — в венлоке). *D. bohemica* в пржидоле, возможно, идентична *D. tenuisepta* Shirley (nom. nudum), но этот вопрос будет решен после опубликования работы Ширли. Цифры в кружочках: *1* — Восточно-Американское царство; *2* — Северо-Атлантическая область; *3* — Урало-Кордильерская область. *T* — число таксонов на единицу времени; *H* — число новых таксонов на единицу времени; *B* — число вымерших таксонов на единицу времени.


Рис. 25. Схематическое изображение соотношений между биогеографическими подразделениями позднего ордовика — девона.

Сплошные линии обозначают барьеры; пунктирные — свободное распространение таксонов по горизонтали или вертикали (во времени).

Рис. 25 представляет собой попытку проиллюстрировать связь между морскими биогеографическими подразделениями позднего ордовика — среднего девона. Границы «фаций», обозначенные сплошными линиями, являются границами царства или области, в значительной степени препятствовавшими миграции и смешению фауны. Пунктирные горизонтальные линии обозначают границы, не препятствовавшие значительному смешению и скрещиванию популяций. Обратите внимание на незакономерный характер расширения и сужения зоогеографических единиц во времени. О механизмах, управляющих этими связями, мы знаем еще очень мало. Мы не знаем также, дали ли фауны Мальвинокаффрского царства позднего ордовика начало силурийским фаунам Мальвинокаффрского царства. С достаточной долей уверенности можно сказать, что основная масса поздне-раннедевонских Мальвинокаффрских брахиопод произошла от таксонов Восточно-Американского царства (хотя и сильно изменившихся в условиях изоляции), а не от мальвинокаффрских силурийских таксонов. Северо-Американское позднеордовикское царство прекратило свое существование в конце ордовика. Ордовикское царство Старого Света дало начало фаунам как Монголо-Охотской области, так и Северного силурийского царства. Северное силурийское царство, несомненно, дало начало силурийским фаунам Северо-Атлантической и Урало-Кордильерской областей. Северо-Атлантическая область позднего силура в свою очередь дала начало субпровинции Аппохимчи позднего силура и раннего девона. А субпровинция Аппохимчи Восточно-Американского царства дала начало Амазонско-Колумбийской и Невадской субпровинциям. Урало-Кордильерская область позднего силура дала начало всем подразделениям девона царства Старого Света, за исключением Монголо-Охотской области. Рейнско-Чешская область в эйфеле представлена только Чешским комплексом сообществ (Рейнский комплекс неизвестен), но присутствие в позднем эйфеле — живете Восточно-Американского царства Гамильтонской фауны рейнского типа говорит в пользу существования в эйфеле (возможно, к северу от известковистых эйфельских отложений северной Европы; площади, уничтоженные более поздней эрозией) Рейнского комплекса сообществ. Эйфельская фауна Восточно-Американского царства (известняки Онондага и их аналоги), несомненно, произошла от фауны субпровинции Аппохимчи раннего девона.

Вертикальная штриховка — неморские области; жирные линии — границы царств (или субпровинций); тонкие сплошные линии — границы областей (или субпровинций); тонкие пунктирные линии — границы временны́х подразделений.

(филетической, кладогенетической и таксономической). Данные по бентосным комплексам 4 и 5 и частично по комплексу 3 не были проанализированы должным образом, чтобы можно было точно судить о скорости их эволюции в этом интервале времени, хотя занимаемая ими относительно небольшая площадь по сравнению с площадью, занимаемой основной массой организмов комплекса 3, дает основание говорить о более быстрой эволюции [например, филетическая скорость возникновения высокопровинциальных видов *Gracianella* (рис. 24), ограниченных лишь узкой полосой, в этом промежутке времени представляется высокой]. Исключение составляет широко распространенная космополитная форма *Skenidioides.* Бентосные комплексы 1 и 2, относящиеся к этому временному интервалу, не были изучены достаточно хорошо, чтобы определить, действительно ли скорость эволюции относящихся к ним таксонов была быстрой.

Интересно, что в этот промежуток времени из широко распространенных очень медленно эволюционировавших форм развилось несколько провинциальных таксонов пентамероидных, имеющих высокую скорость таксономической и кладогенетической эволюции (рис. 27). Центры развития этих локализованных пентамероидных в позднем силуре располагались вблизи рифов в середине Северо-Американской платформы, а также были разбросаны на территории Урало-Кордильерской области. В этих двух удаленных друг от друга областях в позднем венлоке — лудлове появилось несколько эндемичных родов, которые, однако, вымерли к концу лудлова. Причины их появления остаются неизвестными, но в обоих случаях следует отметить географическую ограниченность их распространения, которая хорошо коррелируется с большой скоростью эволюции, близостью рифовых построек и совпадает с наличием огромных масс воды крайне повышенной солености на платформах. Эти локальные центры развития можно рассматривать как краевые источники, появившиеся из обширного источника таксонов бентосного комплекса 3. Их исчезновение в конце лудлова совпадает с распространением гипидулид, что можно интерпретировать как замещение одного сообщества другим, возможно в результате уменьшения значения рифов. Многочисленные таксономически быстро эволюционирующие субрианинидные пентамероидные, относящиеся к части бентосного комплекса 3, а возможно, и 4, были приурочены к узким полосам в пределах Урало-Кордильерской области — положение, совместимое с их быстрой эволюцией. Более высокая скорость таксономической, кладогенетической и филетической эволюции, характерная для позднего венлока — лудлова, хорошо коррелируется с обилием рифов и рифовых построек, вызвавших заметное увеличение числа экологических ниш, которые были немедленно заполнены быстро эволюционирующими организмами.

Пржидол. Сделать выводы, касающиеся этого отрезка времени, мы пока не можем из-за скудности информации о сообществах, занимаемых ими площадях и соответствующих скоростях эволюции. Однако из рассмотрения рис. 25 ясно, что в пржидоле уровень провинциализма несколько увеличивается. Рис. 22 и 27 показывают, что скорость продуцирования таксонов в пржидоле была средней между скоростями в лудлове и жедине. Более высокая скорость окончательного вымирания (рис. 22), возможно, отражает заметное сокращение количества рифов.

Ранний и средний девон. Ранний девон характеризуется самой высокой степенью провинциализма на всем протяжении силура и девона. Немного отстает от него средний девон в отличие от силура и позднего девона, характеризующихся очень высокой степенью космополитизма. Ранний девон является также временем регрессии моря и заметного увеличения (рис. 22) числа сообществ животных. Как можно было предполагать, преобладание провинциализма в раннем девоне, регрессия моря в начале среднего девона

и разнообразие сообществ, существовавшее в пределах большинства зоогеографических единиц, способствовали возникновению гораздо большего числа таксонов в единицу времени (увеличение скорости кладогенетической и филетической эволюции), чем это было в течение силура или позднего девона. Для раннего и среднего девона величины популяций, члены которых свободно скрещивались между собой, хорошо коррелируются со скоростью таксономической эволюции.

Примером такой корреляции являются сравнительно хорошо известные теребратулоидные брахиоподы раннего девона. Центронеллиды и рипидотириды Восточно-Американского царства (рис. 21) представлены рядом родов, распространенных от раннего жедина до эмса. Исключение составляют *Amphigenia*, *Centronella* и рипидотириды, которые проходят также в живет и ограничены только этим царством (за исключением *Globithyris* и нескольких местонахождений *Amphigenia*). Сравнительно высокая скорость возникновения вслед за первым внезапным появлением организмов от неизвестных предков на уровне родов, многие из которых имеют ограниченное распределение в пределах царства, вполне согласуется с небольшой площадью царства. Быстрое окончательное вымирание родов центронеллид и уменьшение числа новых родов примерно на границе эмса и эйфеля (рис. 21, 22) совпадает с вовлечением новой площади (северной части Южной Америки) в Восточно-Американское царство, а также с горизонтальным распространением эквивалентов эйфельского известняка Онондага в восточную часть Северной Америки. Таким образом, увеличение размера скрещивающейся популяции совпадает со снижением скорости таксономической и кладогенетической эволюции и увеличением скорости окончательного вымирания. Эти взаимоотношения иллюстрируют и мутатионеллидные теребратулоидные (рис. 20). Они широко распространены в раннем девоне и встречаются от Подолии до Аппалачей, а также на всей площади Мальвинокаффрского царства. Приуроченность мутатионеллидных родов в Мальвинокаффрском царстве к бентосному комплексу 2 (рис. 9, небольшая площадь) и в Восточно-Американском царстве к бентосному комплексу 2 (рис. 7, небольшая площадь) — это еще один пример связи между высокой скоростью возникновения таксонов и ограниченной величиной популяций с потенциально скрещивающимися членами. Распространенные в живете род теребратулоидных *Stringocephalus* и несколько менее известных родов иллюстрируют противоположную ситуацию — почти глобальное распространение, коррелирующееся со сравнительно невысокой скоростью таксономической эволюции (другие роды стрингоцефалид все без исключения очень локальны, а это означает, что они могли произойти от *Stringocephalus* из обширного источника вблизи границ распространения последнего).

Еще одним прекрасным примером быстрой таксономической и кладогенетической эволюции в силуре и девоне является надсемейство брахиопод Stropheodontacea [117]. Большинство родов в лландовери — венлоке имеют глобальное распространение. Роды в лудлове — пржидоле имеют несколько более ограниченный географический диапазон и несколько большее число родов на единицу времени по сравнению с эндемичными, более многочисленными родами в раннем и среднем девоне. Роды хонетидных брахиопод (рис. 17) характеризуются такими же зависимостями: небольшое число допоздневенлокских родов имеют глобальное распространение, умеренное число родов в позднем венлоке — пржидоле имеет ограниченное распространение и гораздо большее количество родов раннего и среднего девона имеют еще более ограниченное географическое распространение (следуя разным зоогеографическим подразделениям, установленным для девона). Падение числа таксонов в среднем девоне по сравнению с ранним девоном отмечается в обоих случаях, как это наблюдалось для центронеллид. То же самое можно сказать и о гипидулидных брахиоподах, хотя информация о них еще недостаточ-

но полна. К живетскому веку ограниченное число родов гипидулинид получило почти глобальное распространение. Другие важные группы силурийско-девонских брахиопод имеют такой же характер распространения.

Абсолютная и относительная скорости появления, эволюции и вымирания в силуре и девоне. На рис. 22 представлена информация по многим группам брахиопод силура и девона об общем числе таксонов на единицу времени[40] (рис. 22, *а*), о числе новых таксонов на единицу времени (рис. 22, *б*); о числе таксонов, исчезнувших в единицу времени (рис. 22, *в*); о числе новых таксонов, разделенных на общее число таксонов в единицу времени (% новых таксонов, рис. 22, *г*) и числе таксонов, вымерших в единицу времени разделенных на общее число таксонов (% вымирания, рис. 22, *д*).

График общего числа таксонов в единицу времени (рис. 22, *а*) имеет три пика. Один — в позднем ордовике, другой — в середине силура (венлок и лудлов) и третий — в конце нижнего девона (зиген, эмс, эйфель). Девонский пик выше силурийского. Одно понижение приходится на ранний — средний лландовери, другое — на самый поздний силур (пржидол) и третье — на конец франа (ранний верхний девон). Весьма важно учесть, что на рис. 22 общее число таксонов в единицу времени не является непосредственной мерой изменяющейся скорости таксономической эволюции. Оно просто суммирует изменяющуюся скорость таксономической эволюции (на которую влияют такие изменяющиеся факторы, как провинциализм, число сообществ, наличие или отсутствие рифов, трансгрессия или регрессия моря, определяющие величину популяций), скорость появления таксонов из неизвестных районов (миграция и расселение) и скорость вымирания. Скорость появления — это термин, который необходимо ввести для таксонов на уровне рода и семейства, не имеющих прочных эволюционных связей с более древними таксонами (получается, что они приходят из «ниоткуда»; иначе говоря, место их происхождения неизвестно и определить их прежнюю скорость эволюции невозможно).

Из рис. 22, *б* (число новых таксонов в единицу времени) ясно видны заметные увеличения скорости появления (не обязательно скорости возникновения!) новых таксонов в позднем лландовери и в венлоке, которые следуют за уменьшением ее в ашгилле и раннем — среднем лландовери. После этого повышения следует снижение скорости появления в лудлове, затем снова заметное повышение ее в раннем девоне с кульминацией в эмсе, за которым следует понижение во фране и новое повышение — в фамене. Однако, что касается относительной скорости изменения в появлении новых таксонов (число новых таксонов, деленное на общее число таксонов в единицу времени, рис. 22, *г*), то в позднем лландовери и венлоке она гораздо выше, чем в девоне (от жедина до эйфеля). Причем эти два пика разделены понижением в пржидоле (чрезмерно выраженным, так как пржидол — более короткий интервал времени). Пику в силуре предшествует понижение в позднем ордовике; за пиком в девоне следует понижение во фране и новое повышение в фамене. Необычная высота пика в фамене отражает особенно сильное окончательное вымирание во фране, которое буквально опустошило популяции беспозвоночных на мелководье и шельфе, после чего у сравнительно небольших выживших популяций наблюдалась исключительно высокая скорость эволюции. Это восстановление фауны удивительно, так как во многих главных группах после франа вообще не осталось ни одной особи.

Рис. 22, *в* (число таксонов, вымерших в единицу времени) показывает устойчивое увеличение скорости вымирания в лудлове, установленное по общему числу таксонов; снижение ее в пржидоле, затем увеличение до максимума в эйфеле, за которым следовало снижение скорости, начавшееся с резкого вымирания в конце ордовика и продолжавшееся до франа. Однако из рис. 22, *д* видно, что относительная скорость вымирания дает гораздо более

понятную картину вымирания, чем изменения абсолютного числа вымерших таксонов. Рис. 22, *д* показывает, что поздний ордовик и лудлов — это время очень высокой относительной скорости вымирания, интервал от эмса до франа включительно — время все повышающейся относительной скорости вымирания с кульминацией во фране.

Следующая наша задача — определить биологические и физические факторы, которые могут объяснить эти большие аномалии! Резкое снижение общего числа таксонов в конце ордовика при соответственно низкой скорости возникновения новых таксонов и исключительно высоком общем числе вымерших таксонов, а также высокая скорость вымирания хорошо коррелируются с суровыми климатическими условиями в позднем ордовике, связанными с оледенением южного полушария, имевшим место в то же время, когда происходило образование латеритов в Новой Шотландии, и со значительной регрессией моря. Снижение степени провинциализма в позднем ордовике вызвало снижение скорости таксономической и кладогенетической эволюции. Сильно дифференцированный климат должен способствовать повышению скорости таксономической и кладогенетической эволюции, тогда как регрессия моря в позднем ордовике должна была повышать скорость филетической эволюции с точки зрения одной только величины популяции.

Резкое увеличение числа таксонов (после снижения его в позднем ордовике) с кульминацией в венлоке — лудлове (рис. 22, *а*) не так просто объяснить. На рис. 22, *б* видно, что это резкое увеличение общего числа таксонов подчеркивается очень медленным увеличением числа новых таксонов в интервале от позднего ордовика до среднего лландовери, за которым следует резкое увеличение в позднем лландовери с кульминацией в венлоке, а затем снижение в лудлове. В этом же самом интервале времени (лландовери — лудлов) увеличивается общее число вымерших таксонов — от низкого в позднем лландовери до высокого в лудлове. Скорость возникновения и появления новых таксонов в силуре достигает максимума в венлоке, затем она резко падает до минимума в пржидоле. Скорость вымирания в этом интервале времени была небольшой по сравнению с проявившейся в конце ордовика. От низкой в лландовери скорость вымирания возрастает до высокой в лудлове, а затем снижается до низкой в пржидоле. Приведенные данные следует рассматривать на фоне низкой степени провинциализма в лландовери, которая возрастает в венлоке — пржидоле. Этот фактор влиял на повышение скорости филетической эволюции через величину популяций (а также скорости таксономической и кладогенетической эволюции) и действовал одновременно с постепенной широкой трансгрессией моря, которая уменьшает скорость эволюции. Увеличение в лландовери относительной скорости появления новых таксонов легче понять в связи с почти глобальным распространением комплекса допозднелландоверийских таксонов из ранее существовавших ограниченных источников (например, юго-восточный Казахстан). Иначе говоря, увеличение скорости появления новых таксонов в лландовери не обязательно указывает на увеличение скорости таксономической или кладогенетической эволюции, но означает резкое повышение скорости появления (в данном случае — миграции). Заметное увеличение общего числа новых таксонов в позднем лландовери — лудлове, вероятно, является результатом совокупного влияния увеличения их появления в позднем лландовери и повышенной скорости таксономической и кладогенетической эволюций в венлоке — лудлове, ставших возможными благодаря наличию большего числа сообществ животных (рис. 22, *з*), что лучше всего интерпретировать как эволюцию, создавшую группу организмов с более узкой приспособленностью к окружающей среде. С этим выводом согласуется и обилие рифовых и связанных с рифами сообществ в позднем венлоке — лудлове. Уменьшение в пржидоле общего числа таксонов, общего числа новых таксонов и скорости возникновения новых таксонов можно считать результатом дальнейшей

эволюции, создавшей дополнительные таксоны, имевшие гораздо более широкие ниши (обратите внимание на меньшее число сообществ в пржидоле по сравнению с венлоком — лудловом, рис. 22, *з*). Эти изменения хорошо коррелируются с заметным увеличением числа вымерших таксонов, а также с заметным уменьшением количества рифов и рифовых построек в конце лудлова [41].

Временнóй интервал жедин — эмс характеризуется увеличением числа новых таксонов, с кульминацией в эмсе. Это увеличение скорости эволюции можно рассматривать в связи с быстро возраставшим провинциализмом, повышением числа сообществ, увеличением количества рифов от незначительного в жедине до большого — в эйфеле — фране, а также с регрессией, кульминация которой имела место в зигене,— все эти факторы способствуют повышению скорости эволюции благодаря возможности изолированного существования меньших по величине популяций, члены которых свободно скрещиваются между собой. Однако повышение скорости эволюции в жедине частично обусловлено появлением новых форм (например, теребратулоидных и циртиноидных) из неизвестных районов.

Интервал живет — фран характеризовался устойчиво уменьшавшейся скоростью возникновения новых таксонов, а также уменьшавшейся относительной скоростью возникновения новых таксонов; за ним следовал взрыв в фамене. Эти данные хорошо коррелируются с уменьшавшимся провинциализмом в этот отрезок времени, уменьшением числа сообществ животных и возобновившейся трансгрессией моря (начавшейся в эмсе и достигшей максимума в фамене). Все эти факторы способствовали снижению скорости эволюции во фране. Взрыв в фамене коррелируется с увеличением скорости филетической и таксономической эволюций, вызванным массовым вымиранием во фране. Быстрому возникновению новых таксонов в нижнем и среднем девоне предшествовало увеличение количества рифов и рифоподобных построек, которое достигло максимума в эйфеле и живете. Увеличение активности рифов помогает объяснить сравнительно устойчивую скорость возникновения новых форм в жедине — живете. С начала этого отрезка времени и в течение всего эмса мы наблюдаем увеличение провинциализма и регрессии, способствовавших повышению скорости эволюции. Когда ближе к концу эмса провинциализм уменьшился и вновь произошла трансгрессия моря, количество рифов снова возросло, что способствовало возникновению новых форм и образованию небольших популяций, члены которых свободно скрещиваются между собой. Иначе говоря, в возникновении таксонов играли роль многие факторы.

Из рис. 22, *г* видно, что замещение фауны в лландовери, выраженное в процентах, было более заметным, чем в девоне, несмотря на то что в девоне в таком замещении участвовало большее количество таксонов.

Высокая относительная скорость вымирания в позднем ордовике легче всего объясняется изменением климата и значительной регрессией в связи с оледенением.

Большое число таксонов, вымиравших в единицу времени в эмсе — эйфеле, совпадает с заметным уменьшением уровня провинциализма, а это дает основание предполагать, что борьба за жизненное пространство и пищу является вполне разумным объяснением. Эмс — эйфель — время сравнительно сильного провинциализма и умеренной трансгрессии моря. Но ни один из этих факторов не объясняет высокую скорость вымирания. Очень высокая относительная скорость вымирания (рис. 22, *д*), имевшая место от эмса до франа, совпадает с прогрессивным уменьшением уровня провинциализма и продолжающейся трансгрессией моря. Однако заметное понижение ее в конце франа, вероятно, связано с проявлением какого-то мощного физического процесса [180], природа которого нам неизвестна.

8—0214

На рис. 22, *е* и 22, *ж* показаны общие направления регрессии и трансгрессии моря, а также степень провинциализма и космополитизма в интервале от карадока до франа (поздний ордовик — поздний девон). Обратите внимание на менявшуюся тенденцию роста величины популяции в самом позднем ордовике и лландовери, когда космополитизм продолжал нарастать по мере отхода от условий провинциализма позднего ордовика. Эти изменения сопровождались сначала регрессией, а потом обширной трансгрессией моря. Обратите также внимание на совпадение в нижнем девоне регрессии моря и провинциализма. Обе эти тенденции действуют в направлении создания более мелких, более изолированных популяций. И наконец, обратите внимание на послераннедевонское совпадение увеличения трансгрессии и космополитизма, ведущих к увеличению размеров популяций.

Рис. 22, *з* дает веские основания предполагать, что увеличение относительной скорости вымирания в лудлове должно коррелироваться с соответствующим уменьшением числа сообществ бентических организмов. Иными словами, возросшую скорость вымирания можно считать результатом органической эволюции, прогрессировавшей в направлении, позволившем некоторым таксонам занять более широкие ниши, чем прежде, при соответственно меньшем числе сообществ и таксонов.

Рис. 22, *и* — *н* свидетельствуют о высокой степени корреляции между климатическими факторами и регрессией во время континентального оледенения в позднем ордовике — раннем силуре, а также скоростью появления и скоростью таксономической эволюции. Но корреляции между интенсивностью орогении, образованием эвапоритов или доломитов и скоростью таксономической эволюции не наблюдается.

Рис. 22, *н* указывает на относительное обилие рифов и рифовых построек в силуре и девоне. Повышенное возникновение новых таксонов в венлоке — лудлове хорошо согласуется с этими данными, как и падение его в пржидоле. Увеличение количества новых таксонов в эйфеле, живете и фране помогает объяснить, почему в условиях снижения провинциализма и увеличения трансгрессии скорость возникновения новых таксонов оставалась сравнительно высокой вплоть до эпизода массовой гибели в конце франа. Небольшое число таксонов брахиопод, как и других макроскопических ископаемых остатков в фамене, частично зависит от почти полного отсутствия рифов, обеспечивающих возможность существования многочисленных мелких изолированных популяций, ведущих к быстрой филетической и кладогенетической эволюции.

Все эти данные были сопоставлены с информацией по некоторым группам замковых брахиопод. Логично спросить, распространяются ли установленные здесь корреляции только на замковые брахиоподы или нет. Несмотря на недостаток стратиграфических данных по другим группам морских беспозвоночных, мой собственный опыт определенно указывает, что данные по замковым брахиоподам полностью согласуются с данными по другим группам животных. Например, трилобиты в силуре в целом характеризовались умеренным таксономическим разнообразием (гораздо более низким, чем в кембро-ордовике). В раннем девоне — эйфеле таксономическое разнообразие трилобитов значительно повысилось. В живете количество трилобитов постоянно уменьшалось, и в конце франа большинство их групп совсем исчезло, так что на оставшуюся часть палеозоя приходится очень малая частица этой фауны. Точно так же кораллы, двустворчатые моллюски и гастроподы имеют сравнительно небольшое таксономическое разнообразие в силуре (за исключением венлока и лудлова), сравнительно высокое разнообразие — в раннем девоне и лишь умеренное разнообразие — в среднем девоне, за которым следовало резкое уменьшение числа таксонов во фране [180]. Данные по акритархам в общих чертах аналогичны [Лёблих, письменное сообщение, 1973].

Обзор информации по силуру и девону показывает, что данные о числе таксонов на единицу времени (если они предназначены для разъяснения проблем вымирания или эволюции), лучше объясняют суть дела в том случае, если мы рассматриваем сравнительно небольшие интервалы времени и имеем максимально богатый биогеографический охват данных. Данные по таксономии, заимствованные из таких источников, как «Руководство по палеонтологии беспозвоночных», не подходят для исследований такого типа; с их помощью можно сделать лишь слишком обобщенные выводы. Очень важно, чтобы интересующийся этими вопросами исследователь вместо штудирования «Руководства» или подобных ему сводок занялся систематическим и детальным синтезом первичных данных. Если он этого не сделает, то преуспеет гораздо меньше.

Наконец, выводы, сделанные в данном разделе, зависят от предположения, что временны́е интервалы, выбранные для сравнения, имеют примерно одинаковую абсолютную длительность. Если, например, временной интервал от раннего до среднего лландовери составил бы одну десятую продолжительности позднего лландовери, то выводы, представленные здесь, были бы полностью ошибочными. Имеющиеся данные об абсолютных возрастах все еще весьма ограниченны. Однако наши знания о фаунистической последовательности, основанные на данных о числе отдельных групп ископаемых организмов (граптолитов, конодонтов, различных встречающихся вместе групп брахиопод), позволяют заключить, что эти временные интервалы приблизительно имеют одинаковую абсолютную длительность. Что касается пржидола, то его продолжительность, «измеряемая» граптолитовыми и конодонтовыми зонами, кажется более короткой, чем лудлова и жедина; но фауна пржидола может быть также частично смешанной с фауной двух смежных подразделений, что проявляется в тенденции к уменьшению числа таксонов, относящихся непосредственно к пржидолу, так же как и числа сообществ.

Результаты сопоставления откорректированых абсолютных и относительных скоростей появления, эволюции и вымирания для отдельных ярусов с учетом их относительной продолжительности. Рис. 22, *а* — *д* и предварительные выводы, полученные при анализе этих рисунков, основаны на установленной длительности (принятой за единицу *) ярусов или временных подразделений, использованных на рисунке. Если, следуя табл. 2, данные на рис. 22, *а* — *д* привести в соответствие с относительной продолжительностью яруса, то получаются данные, показанные на рис. 22, *аа* — *дд*. В тех случаях, когда относительная продолжительность яруса приблизительно равна единице длительности, никаких отклонений не наблюдается, но отклонения имеют место, если ярусы и временные подразделения не равны этой единице. В карадоке число таксонов, появившихся в единицу времени, значительно ниже (рис. 22, *аа*) по сравнению с неприведенным значением. Приведенные пики общего числа таксонов приходятся на пржидол — эмс, а значительные понижения — на лландовери и фамен. Понижение в пржидоле (рис. 22, *а*) — явно искусственное, обусловленное его меньшей продолжительностью по сравнению с другими биостратиграфическими единицами.

Из рис. 22, *бб* видно, что после появления многочисленных новых таксонов в венлоке следует некоторое понижение в лудлове — пржидоле, после которого непосредственно следует значительное повышение, продолжавшееся от жедина до эйфеля. После эйфеля отмечается понижение во фране, а затем небольшое повышение в фамене. Однако приведенная относительная скорость появления новых таксонов (рис. 22, *гг*) в ашгилле — венлоке увеличивается, в лудлове понижается, в жедине вновь повышается, затем во фране пони-

* Далее для ясности мы эту единицу будем называть единицей длительности.— *Прим. ред.*

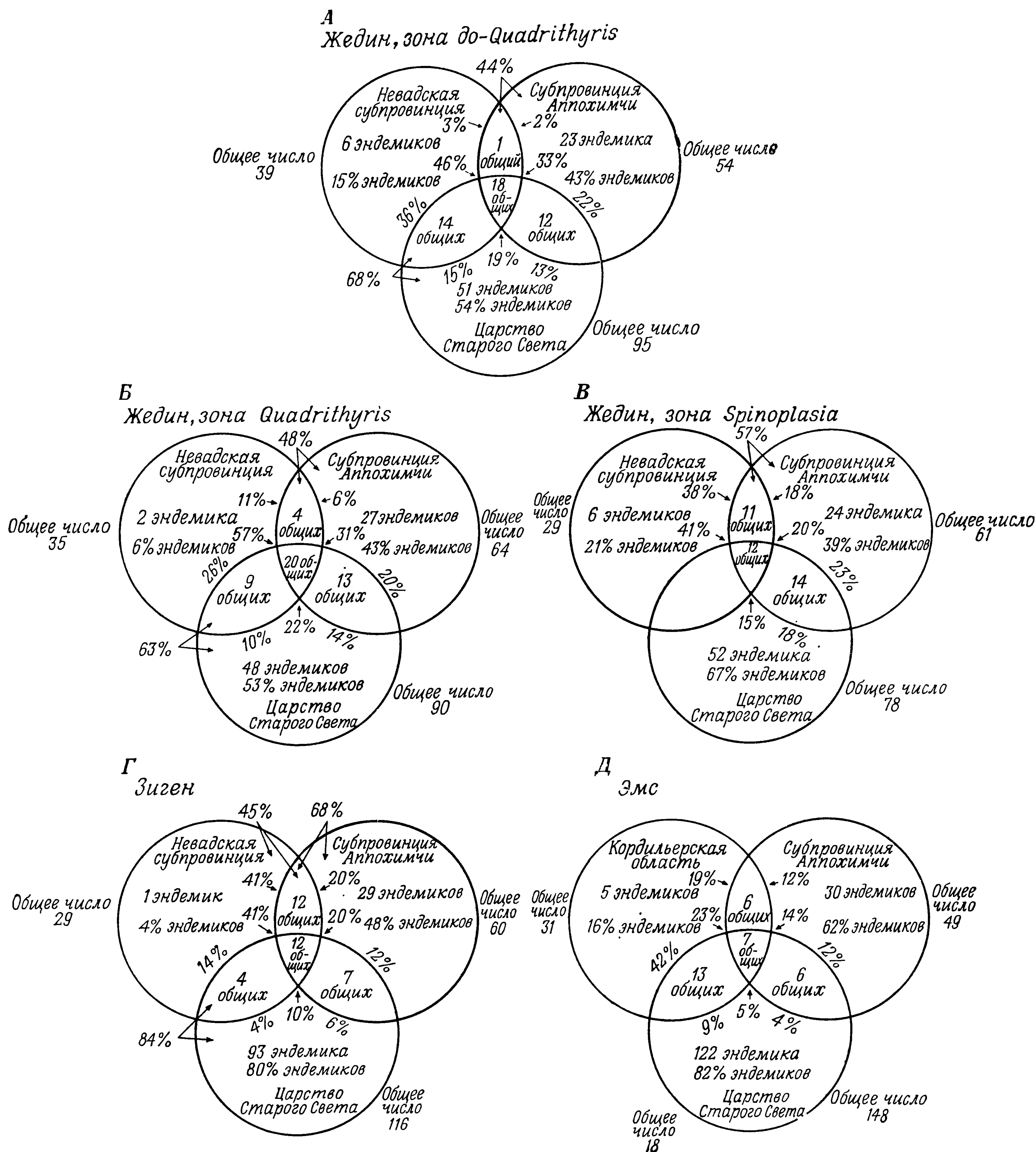
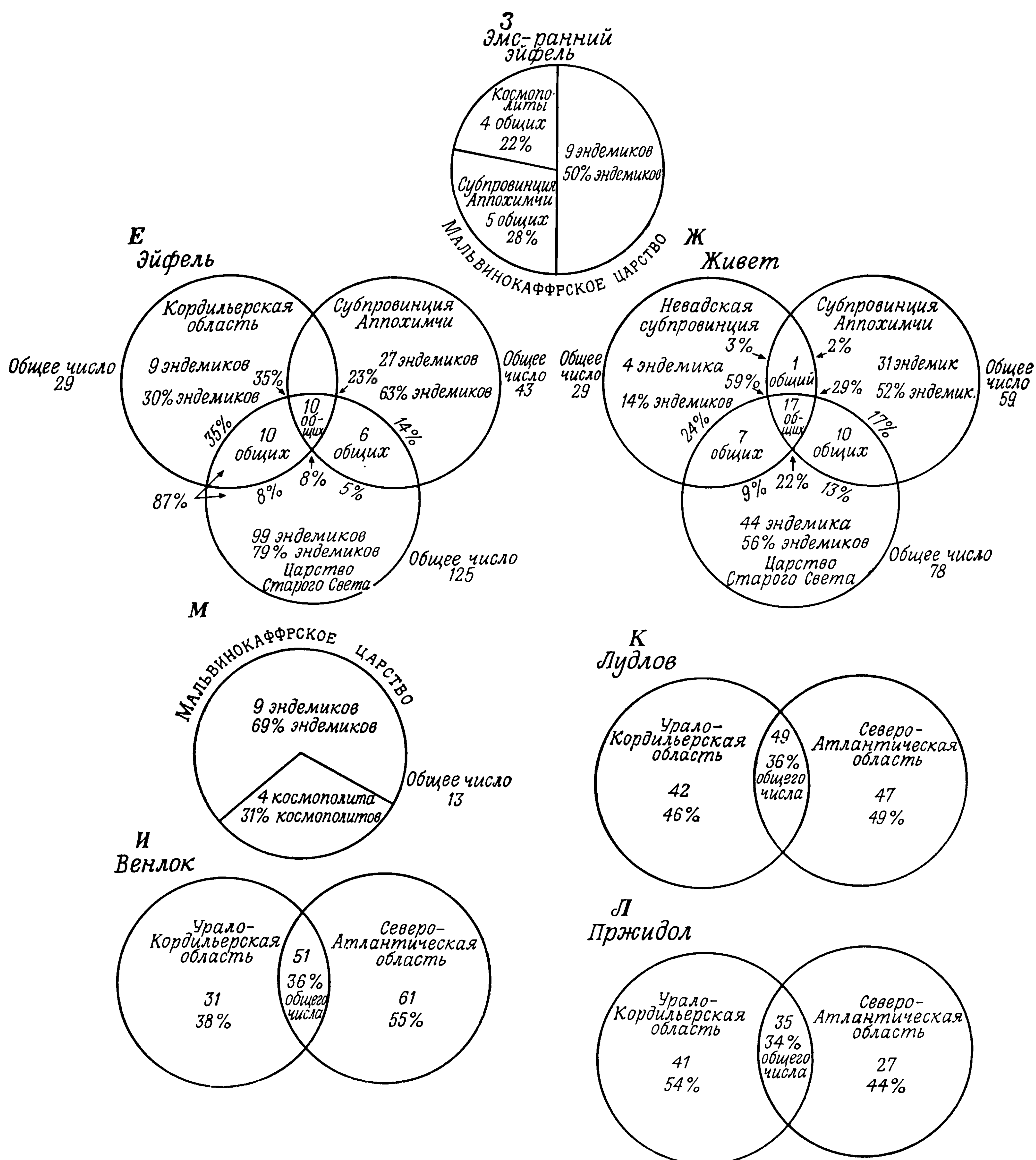


РИС. 26. Количество известных таксонов брахиопод (абсолютное и пересчитанное на
стве Старого Света (данные по субпровинции Аппохимчи в основном
Состав фауны Мальвинокаффрского царства в силуре и девоне: *А* — жедин (зона до-*Quadrithyris*
(зона *Trematospira* в Неваде); *Д* — эмс (зоны *kobehana* и *pinyonesis* в Неваде); *Е* — эйфель (зоны *Lepta*
ные, промежуточные и космополитные таксоны); *И* — венлок; *К* — лудлов; *Л* — пржид
Обратите внимание, что на рис. 26, *И* — *Л* проценты с пометкой «общего числа» относятся к таксо-
относятся к эндемикам для этой области и космополитам

жается и заметно повышается в фамене. Приведенные данные предполагают, что в фамене увеличение не было особенно сильным.

Из рис. 22, *вв* следует, что уменьшение числа вымерших таксонов в пржидоле (рис. 22, *в*), вероятно, является искусственным, вызванным его меньшей длительностью. Приведенное значение относительной скорости вымирания в ашгилле (рис. 22, *дд*) превышает цифру, отражающую вымирание во фране,



проценты) в Неваде, в субпровинции Аппохимчи Восточно-Американского царства и в цар-
сравнимы с данными по всему Восточно-Американскому царству).

в Неваде); *Б* — жедин (зона *Quadrithyris* в Неваде); *В* — жедин (зона *Spinoplasia* в Неваде); *Г* — зиген
thyris и *Warrenella kirki* в Неваде); *Ж* — живет; *З* — мальвинокаффрская девонская фауна (эндемич-
ол; *М* — мальвинокаффрская силурийская фауна (эндемичные и космополитные таксоны).
нам, эндемичным для каждой области, и космополитам, тогда как проценты, не имеющие такой пометки,
(а не % эндемиков в обеих областях плюс космополиты).

а скорость вымирания в лландовери — зигене остается довольно стабильной вплоть до ее заметного увеличения в эмсе и в более позднее время.

Приведенные данные (рис. 22, *аа — гг*) дают основание полагать, что «понижения» в пржидоле не нуждаются в таких объяснениях, как эволюция в направлении расширения ниши и меньшего числа сообществ. Эти данные показывают, как важно пользоваться отрезками времени одинаковой дли-

тельности. Можно себе представить, насколько другими могут быть наши выводы, если мы будем пользоваться неприведенными данными.

Этот процесс нормализации относительной длительности временных подразделений, который используется в нашем исследовании, влечет за собой появление ошибок, основанных на определениях относительного времени по палеонтологическим данным. Поэтому любые выводы, строящиеся на приведенных данных, следует рассматривать в этом свете.

Биогеографическая статистика. Ранее были определены площади, занимаемые в разное время разными биогеографическими единицами в силуре — девоне, и дана им подробная характеристика. В главе «Абсолютная и относительная скорости появления, эволюции и вымирания в силуре и девоне» было показано влияние на скорости эволюции и вымирания общего числа таксонов замковых брахиопод в единицу времени в силуре и девоне. Однако при этом остался непроанализированным ряд статистических зависимостей, включая изменение биогеографии и скоростей эволюции и вымирания.

На рис. 26, *А — М* и в табл. 3 показано число эндемичных таксонов (в основном роды и подроды), число таксонов, общих для двух биогеографических единиц (в основном примыкающих друг к другу географически), и число таксонов, общих для трех и более биогеографических единиц в единицу времени в силуре — среднем девоне, которые мы исследуем в нашей работе. Этот анализ, несмотря на свою простоту, затрагивает ряд важных взаимоотношений, касающихся аномалий, вызванных отбором образцов, изменений степени провинциализма с течением времени и различий между высокой степенью космополитизма и высокой степенью провинциализма таксонов во всех интервалах времени. Некоторые «космополитные» таксоны настолько слабо изучены, что они фактически могут представлять собой более чем один таксон (основные единицы в них могут оказаться высоко провинциальными). Прекрасным примером тому является «*Schuchertella*».

Размеры проб. Из рис. 26, *А — Е*, рис. 28 и табл. 3 видно, что процент космополитных таксонов, встречающихся в биогеографической единице, чаще всего тесно связан с общим числом таксонов в этой биогеографической единице. Количество (в абсолютных числах) особей космополитных таксонов в большинстве местонахождений велико, что, возможно, в какой-то степени указывает на их более широкую приспособляемость к любой среде и их способность «процветать» в большинстве мест. Это большое абсолютное количество особей, относящихся к космополитным таксонам (*Atrypa*, *Leptaena*, *Eospirifer*, *Howellella*, *Nucleospira*, *Ambocoelia* и т. д.), приводит к тому, что в биогеографических подразделениях, в которых отбор образцов был произведен плохо, процент коспомолитных таксонов будет завышен по сравнению с биогеографическими единицами, где было взято множество образцов (значительно больше местонахождений, которые включают почти все потенциальные сообщества). Иными словами, для биогеографической единицы, где отбор проб не был тщательным, можно предположить наличие гораздо более высокого процента космополитных таксонов по сравнению с действительным. Поэтому пока не будет представлено подробное описание отбора образцов, нельзя считать, что общее число эндемичных и космополитных таксонов, известных в данном биогеографическом подразделении, отражает реальную картину. Например, на рис. 26, *А — Е* представлены данные по таксонам от жедина до живета, встречающимся в Неваде (со временем биогеографические подразделения меняются, так как это — биогеографическая пограничная территория). Обратите внимание, что на рис. 26, *А — Е* процент космополитных таксонов в Неваде намного выше (ассоциируется с небольшим общим числом таксонов), чем в субпровинции Аппохимчи и Старом Свете, причем два последних региона характеризуются гораздо большим общим числом таксонов. Это различие является следствием недостатков при отборе

Таблица 3

Число и процент космополитных и провинциальных таксонов замковых брахиопод в силуре — девоне

Фамен

Космополитные

Фран	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Лудл.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Эйф.	Жив.	Фран	Всего	
	—	—	6%	2%	—	4%	8%	2%	8%	22%	20%	27%	51	55%
			3	1		2	4	1	4	11	10	14		

Космополитные

Живет	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Лудл.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Эйф.	Жив.	Всего	
	4%	—	15%	7%	—	4%	11%	—	15%	15%	30%	27	23%
	1		4	2		1	3		4	4	8		

Космополитные

Эйфель	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Лудл.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Эйф.	Всего	
	7%	—	13%	13%	—	—	13%	7%	27%	20%	15	9%
	1		2	2			2	1	4	3		

Космополитные

Эмс	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Лудл.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Всего	
	8%	—	17%	8%	—	17%	17%	25%	8%	12	7%
	1		2	1		2	2	3	1		

Космополитные

Зиген	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Лудл.	Прж.	Жед.	Зиг.	Всего	
	5%	—	19%	10%	5%	19%	29%	14%	21	13%
	1		4	2	1	4	6	3		

Космополитные

Жедин	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Лудл.	Прж.	Жед.	Всего	
	9%	—	27%	18%	3%	15%	27%	33	24%
	3		9	6	1	5	9		

Космополитные

Пржидол	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Лудл.	Прж.	Всего	
	8%	8%	42%	31%	6%	6%	35	35%
	3	3	15	11	2	2		

Космополитные

Лудлов	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Лудл.	Всего	
	12%	14%	43%	22%	8%	49	36%
	6	7	21	11	4		

Космополитные

Венлок	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Всего	
	19%	13%	42%	25%	51	36%
	10	7	22	13		

Космополитные

Верхний лландовери	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд	Всего	
	31%	20%	49%	74	83%
	23	15	36		

Космополитные

Н. — ср. лландовери	О. Р. —	ср. лланд.	Всего	
	67%	33%	52	67%
	35	17		

Табл. 3 (продолжение)

Фамен	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Эйф.	Жив.	Фр.	Фам.	Всего
	—	—	—	—	—	—	3%	1%	5%	6%	1%	10%	74%	76
							2	1	4	5	1	8	58	

Редкие

Фран	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Эйф.	Жив.	Фр.	Всего	
	—	—	—	2%	2%	—	5%	—	12%	7%	17%	55%	42	45%
				1	1		2		5	3	7	23		

Восточная Америка

Живет	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Эйф.	Жив.	Всего	
	—	—	—	—	—	—	3%	3%	27%	21%	45%	33	28%
							1	1	9	7	15		

Всего — 60 Эндемичных — 55%

Восточная Америка

Эйфель	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Эйф.	Всего	
	—	—	4%	4%	—	4%	7%	4%	48%	30%	27	17%
			1	1		1	2	1	13	8		

Всего — 42 Эндемичных — 64%

Восточная Америка

Эмс	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Всего	
	—	—	5%	3%	—	8%	18%	13%	54%	39	21%
			2	1		3	7	5	21		

Всего — 51 Эндемичных — 76%

Восточная Америка

Зиген	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.	Всего	
	—	—	8%	3%	—	5%	54%	31%	39	25%
			3	1		2	21	12		

Всего — 60 Эндемичных — 65%

Восточная Америка

Жедин	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Всего	
	—	—	5%	8%	3%	5%	79%	39	29%
			2	3	1	2	31		

Всего — 72 Эндемичных — 54%

Северная Атлантика

Пржидол	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Всего	
	4%	4%	19%	23%	19%	31%	27	25%
	1	1	5	6	5	8		

Всего — 62 Эндемичных — 42%

Северная Атлантика

Лудлов	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Всего	
	9%	6%	13%	34%	38%		
	4	3	6	16	18	47	34%

Всего — 96 Эндемичных — 49%

Северная Атлантика

Венлок	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Всего	
	15%	5%	20%	60%	61	42%
	9	3	12	36		

Всего — 112 Эндемичных — 54%

Редкие

Верхний лландовери	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Всего	
	40%	13%	47%	15	17%
	6	2	7		

Редкие

Н. — ср. лландовери	О. Р.	— ср. лланд.	П. лланд.	Всего	
	46%	54%		26	33%
	12	14			

Табл. 3 (продолжение)

														Сумма
Фамен														76
Фран														93
	Старый Свет													
Живет	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Эйф.	Жив.	Всего		
	2%	—	2%	4%	—	—	2%	4%	5%	20%	54%	57	49%	117
	1		1	2			1	2	3	16	31			
	Всего — 84		Эндемичных — 68%											
	Старый Свет													
Эйфель	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс	Эйф.		Всего		
	—	1%	6%	4%	3%	3%	5%	10%	17%	51%		119	74%	161
		1	7	5	4	3	6	12	20	61				
	Всего — 134		Эндемичных — 89%											
	Старый Свет													
Эмс	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.	Эмс			Всего		
	2%	2%	7%	4%	8%	2%	15%	22%	40%			131	72%	182
	3	2	9	5	10	2	19	29	52					
	Всего — 143		Эндемичных — 92%											
	Старый Свет													
Зиген	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.	Зиг.				Всего		
	3%	2%	9%	6%	11%	4%	19%	45%				97	62%	157
	3	2	9	6	11	4	18	44						
	Всего — 118		Эндемичных — 82%											
	Старый Свет													
Жедин	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.	Жед.					Всего		
	2%	3%	14%	11%	16%	10%	44%					63	47%	135
	1	2	9	7	10	6	28							
	Всего — 96		Эндемичных — 66%											
	Урало-Кордильерская область													
Пржидол	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.	Прж.						Всего		
	2%	2%	12%	15%	34%	34%						41	40%	103
	1	1	5	6	14	14								
	Всего — 77		Эндемичных — 53%											
	Урало-Кордильерская область													
Лудлов	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.	Луд.							Всего		
	2%	2%	5%	33%	57%							42	30%	138
	1	1	2	14	24									
	Всего — 91		Эндемичных — 46%											
	Урало-Кордильерская область													
Венлок	О. Р. —	ср. лланд.	П. лланд.	Вен.								Всего		
	6%	6%	10%	77%								31	22%	143
	2	2	3	24										
	Всего — 83		Эндемичных — 37%											
Верхний лландовери														89
Р. — ср. лландовери														78

О. — ордовик; р. — ранний; п. — поздний.

образцов в отложениях нижнего и среднего девона в Неваде: 1) было изучено гораздо меньше местонахождений и 2) отбор образцов производился из гораздо меньшего числа сообществ бентических организмов. Поэтому было бы неправильно сделать вывод, что ранний и средний девон района Невады характеризовались гораздо меньшим числом таксонов и более высоким процентом космополитных таксонов, чем соответствующие единицы субпровинций Аппохимчи или Старого Света. Однако мы вправе считать, что царство Старого Света действительно включает более чем одну биогеографическую единицу, сравнимую по размерам с площадью Невады. Поэтому неразумно ожидать, что территория Невады первоначально включала примерно столько же таксонов, сколько царство Старого Света, т. е. было бы неправильно ожидать одинаковое общее число таксонов в тщательно опробованном царстве и в так же хорошо опробованной единице рангом ниже царства. Второй пример — девон Мальвинокаффрского царства. Несмотря на небольшое общее число таксонов (гораздо меньшее, чем в плохо опробованном девоне Невады), мы знаем, что из девонских отложений Мальвинокаффрского царства было отобрано очень много образцов (сотни местонахождений, разбросанных более чем на двух континентах), вследствие чего известное число таксонов весьма близко приближается к реальному общему числу таксонов замковых брахиопод (возможно, даже ближе, чем в Аппохимчи или Старом Свете!). Мак-Артур и Уилсон [166] комментировали такие же соотношения при изучении живых организмов. Таким образом, очевидно, хотя едва ли удивительно, что отбор образцов в биогеографической единице поднимает те же вопросы, что и определение общего таксономического разнообразия в отдельных станциях [95, 187]. Иначе говоря, понимание биогеографической значимости общего числа таксонов и процента космополитных таксонов, присутствующих в биогеографической единице, зависит от того, насколько серьезно мы относимся к отбору образцов. Использование литературных источников может привести к большим ошибкам!

Рис. 26 показывает единство биогеографических единиц (исключая Мальвинокаффрское царство) силура — девона, поскольку они обладают общими эволюционными источниками, а также большим сходством условий внешней среды. Исключительно малое разнообразие и низкий процент космополитных таксонов, присутствовавших в силуре и девоне Мальвинокаффрского царства, также отражены на этом рисунке и в табл. 3. Это различие подчеркивает особенность Мальвинокаффрского царства как с точки зрения биологии, так и условий среды.

Изменения провинциализма во времени. Рассматривая рис. 26, *А* — *М* и табл. 3, мы замечаем глубокие изменения провинциализма в интервале от силура до позднего девона. Последующее изучение даст возможность произвести дальнейшую детализацию представленной нами схемы, но общие тенденции останутся неизменными. Заметное увеличение степени провинциализма в течение всего силура и нижнего девона, а затем уменьшение ее в верхнем девоне являются неоспоримыми [42].

Рис. 26, *А* — *М* указывают на подобные изменения провинциализма как в отношении общего числа эндемичных таксонов в единицу времени, так и процента эндемичных таксонов в единицу времени. Выше (в главе «Абсолютная и относительная скорости появления, эволюции и вымирания в силуре и девоне») уже рассматривалось повышение и понижение уровня провин-

---

РИС. 27.

Стратиграфическое распределение брахиопод в интервале от лландовери до фамена. Для таксонов, появившихся ранее или имевших близких предков, указано распространение в карадоке — ашгилле. *Т* — число таксонов на единицу времени; *Н* — число новых таксонов на единицу времени; *В* — число вымерших таксонов на единицу времени.

	T	H	B
Фамен	2	0	2
Фран	5	1	3
Живет	4	0	0
Эйфель	7	2	3
Эмс	9	0	4
Зиген	11	1	2
Жедин	17	6	7
Пржидол	11	2	0
Лудлов	12	3	3
Венлок	16	5	7
Поздний лландовери	12	3	1
Ранний и средний лландовери	13	6	4
Ашгилл	11	4	4
Карадок	9	9	2

Dolerorthis
Hesperorthis
Eridorthis
Schizoramma
Glypterina
Ptychopleurella
Platystrophia
Giraldiella
Skenidium
Skenidioides
Toxorthis
Orthostrophella
Orthostrophia
Diceromyonia
Heterorthis
Marklandella
Heterorthella
Platyorthis
Strixella
Pseudodicaelosia
Mendacella
Dalejina
Discomyorthis
Rhipidomella
Svobodaina
Ambonorthella
Loganella
Thiemella
Heterorthina
Idiorthis
Aulacella
Levenea
Proschizophoria
Baturria
"Kayserella"
"R" llandoveriana
Visbyella
Cordatomyonia
Dedzetina
Resserella
Fascicostella
Tropidoleptus
Draborthis
Kayserella
Mystrophora
Megasalopina
Monelasmina
Fascifera
Salopina
Sphenophragmus
Pionodema
Muriferella
Drabovia
Vallomyonia
Drabovinella
Kinnella
Hirnantia
Schizophoria
Isorthis
Prokopia
Saukrodictya
Protocortezorthis
Cortezorthis
Reuschella
Reeftonia
Cariniferella

	T	H	B		T	H	B		T	H	B
Фамен	1	0	1		0	0	0		0	0	0
Фран	4	2	3		1	0	1		0	0	0
Живет	3	1	1		1	0	0		0	0	0
Эйфель	8	4	6		1	1	0		0	0	0
Эмс	6	1	2		1	0	1		0	0	0
Зиген	5	2	0		1	0	0		0	0	0
Жедин	5	1	2		1	0	0		0	0	0
Пржидол	4	1	0		2	0	1		0	0	0
Лудлов	3	0	0		2	0	0		2	1	2
Венлок	4	1	1		3	0	1		9	5	8
Поздний лландовери	3	2	0		4	0	1		5	0	1
Ранний и средний лландовери	4	0	3		5	0	1		7	0	2
Ашгилл	8	2	4		6	4	1		7	1	0
Карадок	7	7	1		2	2	0		7	7	1

Teichertina
Dicaelosia
long-lobed Dicaelosia
Epitomyonia
Linoporella
Dalmanella
Leptoskelidion

Placotriplesia
Triplesia
Bicuspina
Brachymimulus
Eilotreta
Onychotreta
Lissotreta
Cliftonia
Oxoplecia
Plectotreta
Streptis
Dictyonella
Onychoplecia
Aenigmastrophia

T	14	16	9	9	14	11	6	9	8	9	5	1	0	1
H	14	3	4	1	6	3	1	3	0	2	1	0	0	1
B	1	11	1	1	6	6	0	1	1	5	4	1	0	1

Aegiromena
Leptestiina
Bilobia
Diambonia
Merciella
Opikella
Mezounia
Dalejodiscus
Leangella
Plectodontella
Sampo
Tufoleptina
Plectodonta
Eoplectodonta
Anisopleurella
Ygerodiscus
Kozlowskites
Sericoidea
Chonetoidea
Aegiria
Rugoleptaena
Leptaena
Eochonetes
Sowerbyella
Leptagonia
Thaerodonta
Katastrophomena
Taleoleptaena
Notoleptaena
Elliptostrophia
Pentlandina
Glossoleptaena
Dubioleptaena
Lepidoleptaena
Furcitella
Leptaenoidea
Leptaenisca
Leptaenopyxis
Bracteoleptaena

Bojodouvillina
Barbaestrophia
Phragmostrophia
Janiomya
Strophodonta
Brachyprion
Rhenostrophia
Crinistrophia
Eostropheodonta
Castellaroina
Cymostrophia
Megastrophia
Idioglyptus
Radiomena
Protomegastrophia
Plicate Strophonella
Drahanostrophia
Eostrophonella
Plicostropheodonta
Strophonelloides
Strophonella
Gamphalosia
Leptostrophia
Nervostrophia
Eopholidostrophia
Protoleptostrophia
Mesodouvillina
Douvillina
Gorgostrophia
Dicaelostrophia
Douvillinaria
Mclearnites
Douvillinella
Nadiastrophia
Amphistrophia
Parapholidostrophia
Moravostrophia
Pholidostrophia
Strophonellites
Papillostrophia
Hercostrophia
Telaeoshaleria
Mesopholidostrophia
Zophostrophia
Lissostrophia
Leptodontella
Schaleria
Leptodonta
Velostrophia
Parastrophonella
Tastaria
Ancylostrophia
Teichostrophia
Tubulostrophia
Liljevallia
Gladiostrophia

	Т	Н	В
Фамен	0	0	0
Фран	7	4	7
Живет	14	4	11
Эйфель	21	8	11
Эмс	21	6	8
Зиген	18	9	3
Жедин	15	5	6
Пржидол	12	3	2
Лудлов	12	3	3
Венлок	11	5	2
Поздний лландовери	7	6	1
Ранний и средний лландовери	3	1	2
Ашгилл	2	2	0
Карадок	0	0	0

T	H	B	T	H	B	T	H	B
22	19	22	0	0	0	0	0	0
10	5	7	0	0	0	3	0	3
12	6	7	0	0	0	5	0	2
9	3	3	0	0	0	10	4	5
8	3	2	0	0	0	8	3	2
7	1	2	2	0	2	7	3	2
9	6	3	3	2	1	4	1	0
4	2	1	1	0	0	4	0	1
3	0	1	2	0	1	7	4	3
3	1	0	2	1	0	7	2	5
3	1	1	1	0	0	9	6	5
2	0	0	3	1	2	5	4	0
2	1	0	4	1	2	1	1	0
1	1	0	4	4	1	0	0	0

	T	H	B
Фамен	3	0	3
Фран	3	1	0
Живет	2	0	0
Эйфель	2	2	0
Эмс	0	0	0
Зиген	0	0	0
Жедин	0	0	0
Пржидол	1	0	1
Лудлов	20	12	19
Венлок	18	14	10
Поздний лландовери	5	5	1
Ранний и средний лландовери	6	6	6
Ашгилл	2	2	2
Карадок	0	0	0

Retichonetes
Atribonium
Colidium
Bisulcatella
Sapelnikovia
Supertrilobus
Lissocoelina
Harpidium
Stenopentamerus
Pentamerifera
Brooksina
Rhipidium
Ectorhipidium
Kirkidium
Khodalevitchia
Bisulcata
Shrockia
Aliconchidium
Cymbidium
Lamelliconchidium
Severella
Spondylopyxis
Subriana
Conchidium
Vagranella
Spondylostrophia
Eopentamerifera
Capellinella
Pinguaella
Pararhipidium
Carmanella
Pentamerus
Callipentamerus
Pentameroides
Pseudoconchidium
Eoconchidium
Holorhynchus
Nondia
Borealis
Virgianella
Virgiana
Platymerella

T	H	B
25	23	25
20	13	18
26	15	19
31	18	20
37	15	24
35	14	13
27	17	6
17	7	7
20	9	10
14	8	3
8	7	2
5	2	4
6	2	3
4	4	0

Physetorhynchia Yunnanella Solidipontirostrum Nordotoechia Hemitoechia
Leptocaryorhynchus Platyterorhynchus Oligoptychorhynchus Machaeraria Rhynchotreta
Paurogastroderhynchus Nekhoroshevia Callipleura Pugnacina Latonotoechia
Planovatirostrum Lorangerella Cupularostrum Amissopecten Ferganella
Nymphorhynchia Sicorhyncha Werneckeella Bathyrhyncha Pleurocornu Fenestrirostra
Centrorhynchus Fitzroyella Perakia Stegerhynchus Pectorhyncha
Gastrodetoechia Athabaschia Corvinopugnax Wilsoniella Stegerhynchella
Basiliorhynchus Uncinulus Ancillotoechia Estonirhynchia
Taurorhyncha Flabellulirostrum Glossinulus Australirhynchia Plethorhynchia Lanceomyonia Stegocornu
Eoparaphorhynchus Hypothyridina Trigonirhynchia Eoglossinotoechia
Megalopterorhynchus Cassidirostrum Mirantesia Markitoechia Hebetoechia
Nayunnella Ladogioides Tadorhynchia Tainotoechia Obturamentella Sphaerirhynchia Tadschikia
Pugnax Ladogia Pseudouncinulus
Ripidiorhynchus Isopoma Camerhynchia Eatonia Sulcatina
Parapugnax Phlogoiderhynchus Salairotoechia Zlichorhynchus Costellirostra Decoropugnax Clarkeia
Evanescirostrum Hyborhynchella Camerophorina Eucharitina Lissopleura Eatonioides Diabolirhynchia
Caryorhynchus Eurycolporhynchus Kransia Pegmarhynchia Linguopugnoides Boucotella Virginiata
Ptychomaletoechia Camarotoechia Pseudoglossinotoechia Glossinotoechia Pleiopleurina Astutorhyncha
Sinotectirostrum Trifidorostellum Sagudresia Leiorhynchus Septalaria Felinotoechia
Pseudoamarotoechia Schnurella Rhynchotretina Katunia Hirciniscа Plagiorhynchia
Rugaltarostrum Plectorhynchella Cyphoterorhynchus Ladogifornix Monadotoechia Microsphaeridiorhynchus
Porostictia Coeloterorhynchus Sibirirhynchia Phoenicitoechia Sibiritoechia Rhynchonellid Malvinokaffric
Nyege Antistrix Praegnantia Remnevitoechia
Tenuisinurostrum Stenoglossariorhynchus Nalivkinaria Straelenia Lenatoechia
Dzieduszyckia Ypsilorhynchus Tetratomia Iberirhynchia Thiborhynchia Liocoelia
Paraphorhynchus Platyglossariorhynchus Nemesa Dinapophysia Amsanella Uralotoechia
Rhynchopora Calvinaria Beckmannia Ussovia Innuitella
Rhynchotrema Sphenotreta Plectothyrella Thebesia Orthorhynchula Hypsiptycha
Dubaria ? Cryptatrypa Atrypella Dubaria Septatrypa Glassia Idiospira
Meifodia Lissatrypa Lissatrypoidea Australina Nanospira

	T	H	B	T	H	B
Фамен	0	0	0	0	0	0
Фран	0	0	0	0	0	0
Живет	1	0	1	1	0	1
Эйфель	6	1	5	4	2	3
Эмс	7	2	2	5	1	3
Зиген	7	2	2	4	2	1
Жедин	8	2	3	5	2	2
Пржидол	9	1	3	4	0	1
Лудлов	10	2	2	5	1	1
Венлок	9	5	1	5	0	1
Поздний лландовери	6	4	2	8	4	4
Ранний и средний лландовери	2	1	0	7	5	2
Ашгилл	1	0	0	3	1	1
Карадок	1	1	0	4	4	2

Atrypina
Gracianella
Ogilviella
Dnestrina
Biconostrophia
Davidsoniatrypa
Carinatella
Carinatina
Prodavidsonia

Pentlandella
Clintonella
Catazyga
Hallina
Protozyga
Zygospira
Alispira
Zygospiraella
Small Tuvaella Large
Spirigerina
Eospirigerina
Plectatrypa
"P." henningsmoeni
Eokarpinskia
Karpinskia
Toquimaella
Vagrania
Mimatrypa
Gruenewaldtia
Falsatrypa
Nalivkinia

Kayseria
Bifida
Coelospirina
Anoplotheca
Coelospira
Ilayia
Protozeuga
Aulidospira
Cyclospira

T	H	B
0	0	0
4	0	4
6	0	2
15	7	9
9	2	1
7	2	0
6	1	1
6	1	1
5	2	0
4	3	1
1	1	1
2	1	1
2	0	1
2	2	0

	T	H	B	T	H	B
Фамен	5	1	5	2	2	2
Фран	7	0	3	8	5	8
Живет	9	0	2	7	2	4
Эйфель	17	3	8	11	2	6
Эмс	20	7	6	21	14	12
Зиген	13	3	0	12	9	5
Жедин	13	4	3	6	2	3
Пржидол	11	1	2	6	2	2
Лудлов	16	2	6	6	0	2
Венлок	16	9	2	6	5	0
Поздний лландовери	8	5	2	1	1	0
Ранний и средний лландовери	5	1	1	0	0	0
Ашгилл	4	1	0	0	0	0
Карадок	3	3	0	0	0	0

Costispirifer
Amoenospirifer
Indospirifer
Theodossia
Cyrtospirifer
Cyrtiopsis
Lazutkinia
Syringospira
Undispirifer
Sphenospira
Candispirifer
Austrospirifer
Arctospirifer
Spurispirifer
Proreticularia
Tenticospirifer
Elythina
Allanella
Liraspirifer
Obesaria
Quadrithyrina
Bojothyris
Quadrithyris
"Quadrithyris" plicate
Reticularia
Warrenella
Najadospirifer
Xenomartina
Reticulariopsis
Prosserella
Tenellodermis
Cingulodermis
Brachythyris
Litothyris
Eoreticularia
Pinguispirifer
Strophopleura
Tenellaspira
Palaeospirifer
Chimaerathyris
Parallelora

T	Н	В
0	0	0
0	0	0
0	0	0
0	0	0
2	2	0
4	2	0
5	1	0
6	1	1
8	3	3
12	8	6
14	7	11
6	3	2
9	5	6
12	9	12

Cyrtina
Cyrtinaella
Tecnocyrtina
Acanthospirina
Syringothyris

T	Н	В
0	0	0
0	0	0
0	0	0
0	0	0
0	0	0
0	0	0
0	0	0
2	2	0
2	0	0
2	0	1
1	0	0
2	1	0
2	0	1
3	2	3

Moravilla
Ilmenia
Spinoplasia
Plicoplasia
Pustulatia
Ambothyris
Metaplasia
Ambocoelia
Ladjia
Crurithyris
Echinocoelia
Bisinocoelia
Emanuella

	T	H	B	T	H	B
Фамен	1	0	1	3	0	3
Фран	6	0	5	4	1	1
Живет	9	5	3	17	10	14
Эйфель	5	3	1	9	4	2
Эмс	4	1	2	11	9	6
Зиген	3	0	0	4	1	2
Жедин	4	3	1	4	3	1
Пржидол	1	0	0	1	0	0
Лудлов	1	0	0	1	0	0
Венлок	1	1	0	3	3	2
Поздний лландовери	0	0	0	0	0	0
Ранний и средний лландовери	0	0	0	0	0	0
Ашгилл	0	0	0	0	0	0
Карадок	0	0	0	0	0	0

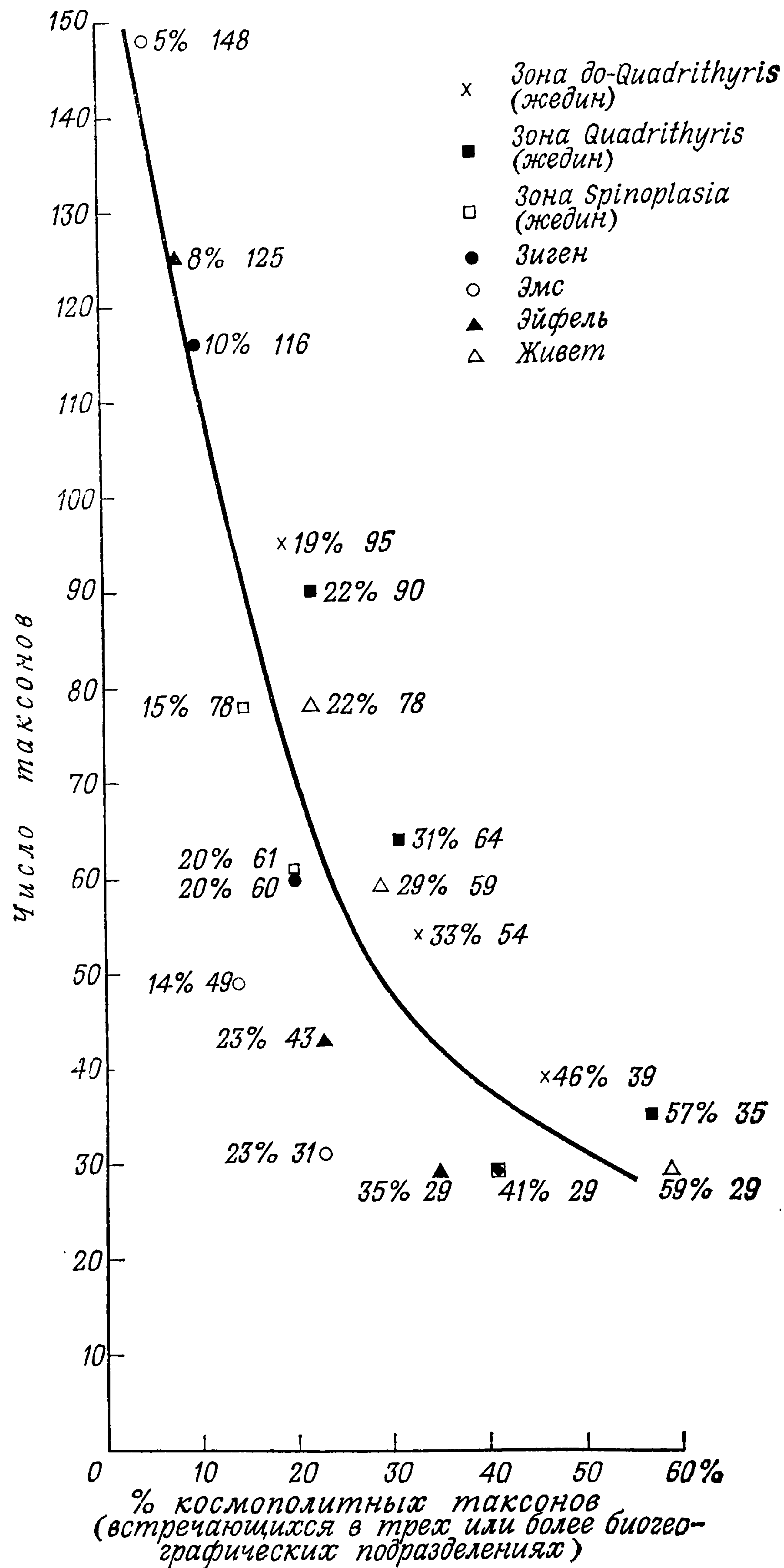


РИС. 28. Соотношение числа таксонов в немальвинокаффрских девонских биогеографических подразделениях и процента космополитных таксонов.

Обратите внимание на тесную корреляцию между числом таксонов (независимо от интервала времени) и процентом космополитных таксонов. Это, очевидно, в значительной степени определяется обилием в пробах особей космополитных таксонов по сравнению с гораздо более редкой встречаемостью эндемичных таксонов.

циализма в связи с числом новых таксонов в единицу времени, а также относительной скоростью появления новых таксонов в единицу времени. Данные по эндемичным таксонам подтверждают данные по числу новых таксонов в мировом масштабе в эти же интервалы времени. Однако, несмотря на одинаковые выводы, информация по эндемичным таксонам в единицу времени анализирует эти же данные несколько по-другому. Во всех этих исследова-

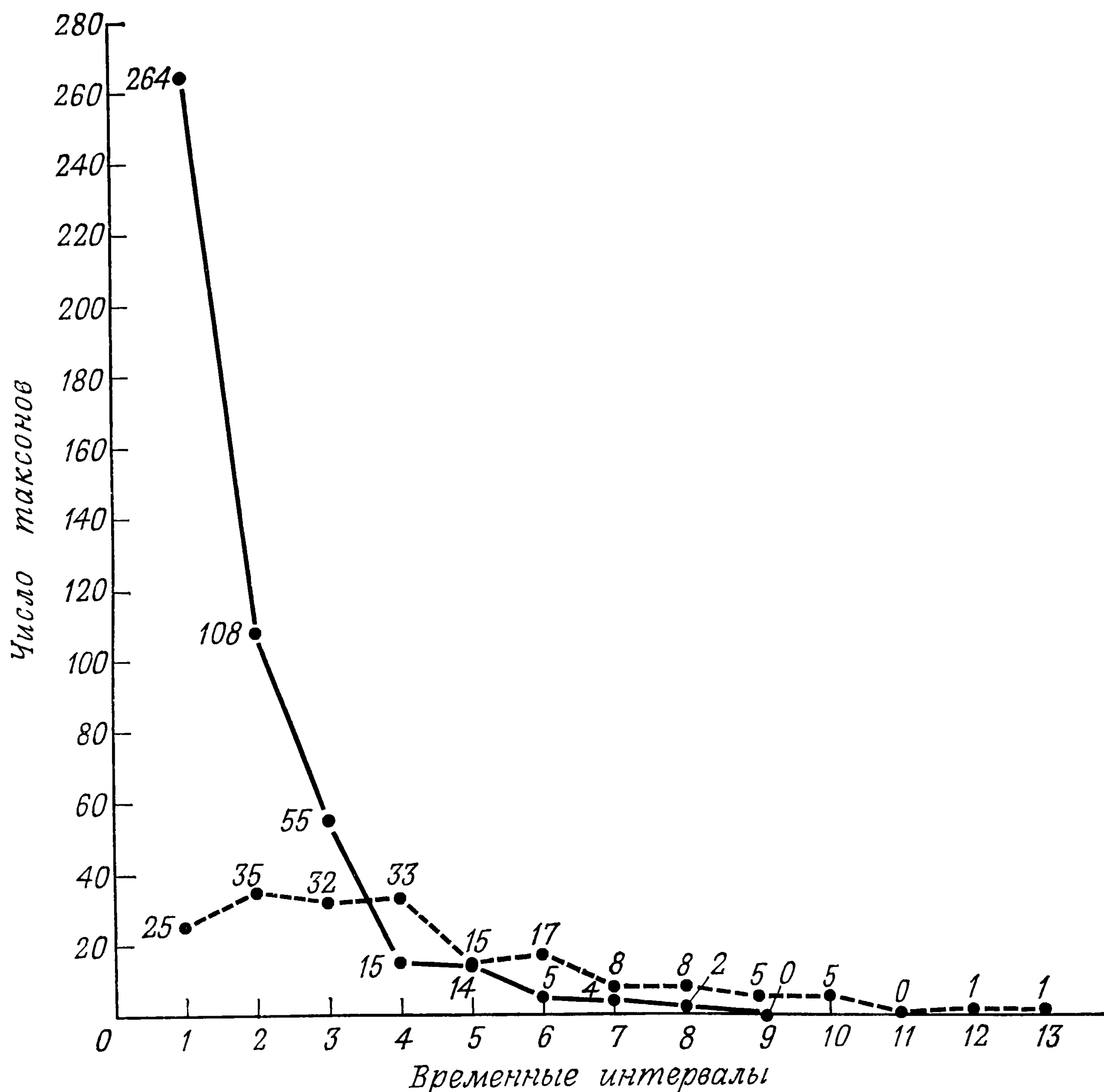


РИС. 29. Длительность существования космополитных и провинциальных таксонов (включая «редкие») в интервале от нижнего лландовери до франа.

Цифры от 1 до 13 относятся к временным подразделениям от карадока до франа. Все космополиты были космополитами по крайней мере в течение одного временного подразделения в интервале от нижнего лландовери до франа, но не обязательно в течение всего времени их существования. Мальвино-каффрские таксоны здесь не рассматриваются, хотя они не повлияли бы на общие выводы. Космополитные виды включают таксоны, которые встречаются разобщенно и в пограничных районах (что несколько повышает число космополитных таксонов). В число временных подразделений включен карадок (для силурийских таксонов, появившихся ранее), но не включены послефранские подразделения (для нескольких таксонов, переходящих границу франа с фаменом). Обратите внимание на меньшее число космополитных таксонов и на гораздо бóльшую среднюю продолжительность их существования (т. е. гораздо меньшую скорость эволюции). Все временные подразделения от нижнего лландовери до франа приравнены к единице (как на рис. 22). Однако, если бы им была дана оценка, пропорциональная их вероятной относительной длительности (как показано на рис. 19), то выводы были бы почти аналогичны, так как эти относительные оценки длительности не слишком сильно отклоняются от единицы длительности (общий диапазон не превышает 0,5—1,5). Необходимо обратить внимание на важность этой компиляции, касающейся зависимости между географическим распределением, временем существования, величиной популяции, член которой свободно скрещиваются между собой, и скоростью эволюции.

Сплошная линия — провинциальные таксоны; пунктирная линия — космополитные таксоны.

ниях упор делается на то, чтобы подчеркнуть изменение скорости возникновения новых таксонов в единицу времени, т. е. изменение скорости эволюции.

Космополитные таксоны и скорости эволюции и вымирания. Приведенный ниже краткий перечень космополитных таксонов для интервала времени от нижнего лландовери до живета просто поразителен (таксоны, которые встречаются в трех или более биогеографических подразделениях в девоне или в двух подразделениях в позднем силуре; список включает многие «нередкие» таксоны лландовери и франа). Основная масса этих таксонов имеет небольшую скорость эволюции. Эти таксоны не относятся к группе руководящих ископаемых. Они мало пригодны для уточнения возраста или создания зональной стратиграфии силура — девона. Иначе говоря, они представляют собой медленно эволюционировавшие таксоны. Связь между большой величиной популяций и малой скоростью эволюции здесь очевидна. К этим таксо-

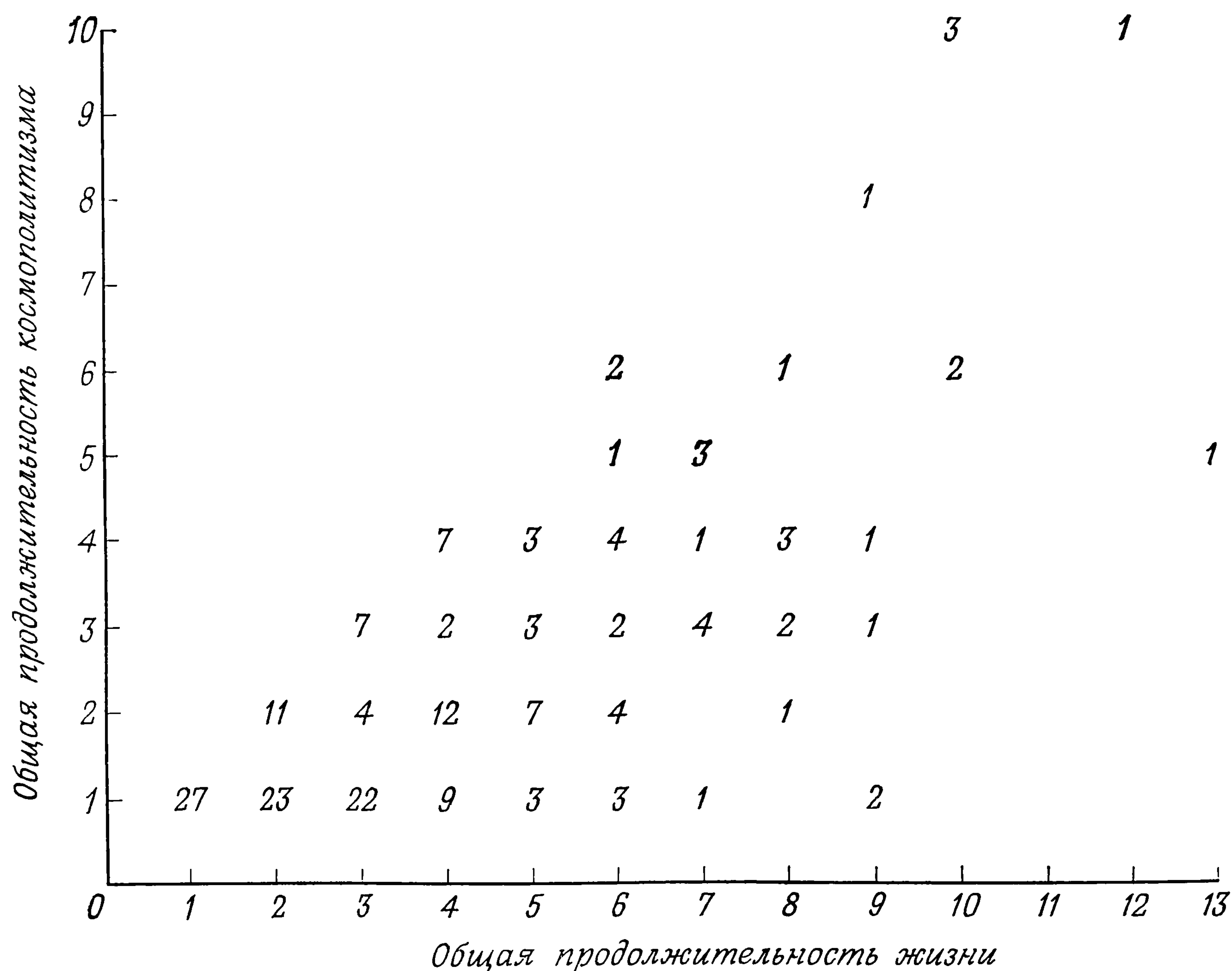


РИС. 30. Общее распространение во времени (единицы времени те же, что и на рис. 29) по отношению к общей продолжительности космополитизма (в тех же единицах) для космополитных таксонов (в основном родов).

Следует отметить, что таксоны, имеющие большую общую продолжительность существования, имеют большую общую продолжительность космополитизма. Это — еще одно доказательство в пользу того, что космополитные таксоны с длительным диапазоном существования имеют меньшую скорость эволюции, чем таксоны провинциальные или близкие к ним (т. е. таксоны, являющиеся космополитными лишь небольшую часть своей жизни, более близки по поведению к провинциальной фауне, чем те, которые были космополитами дольше).

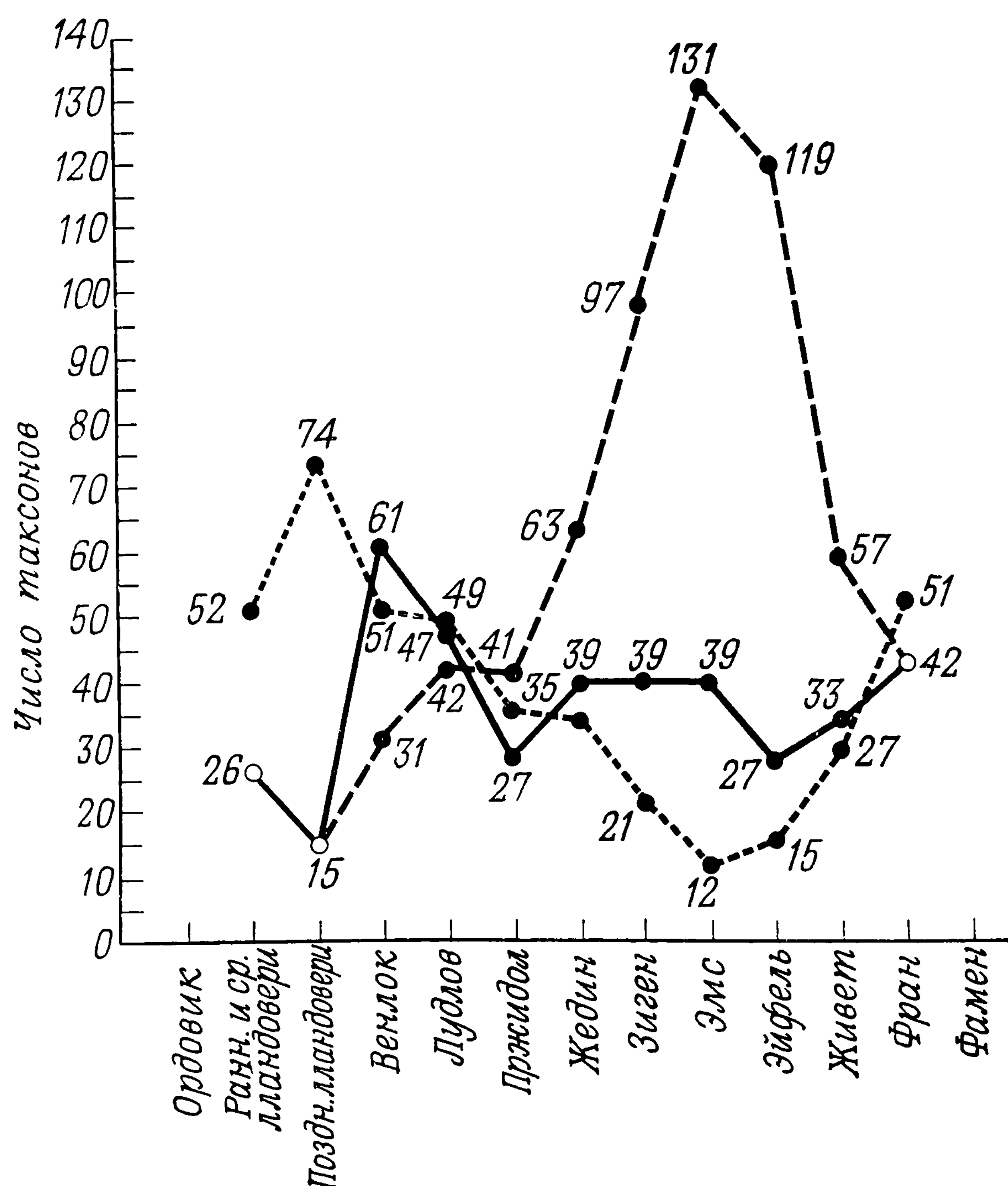
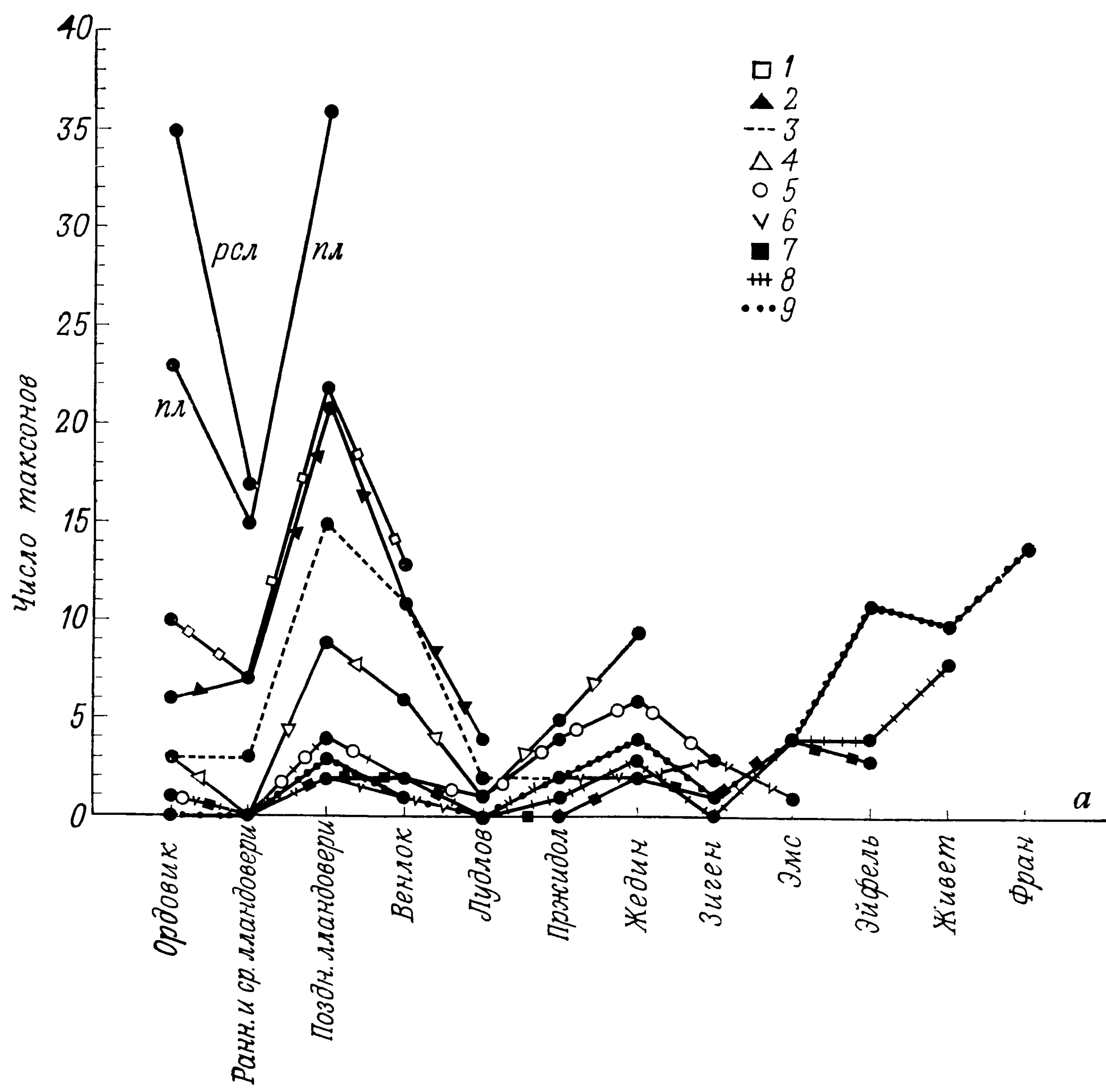
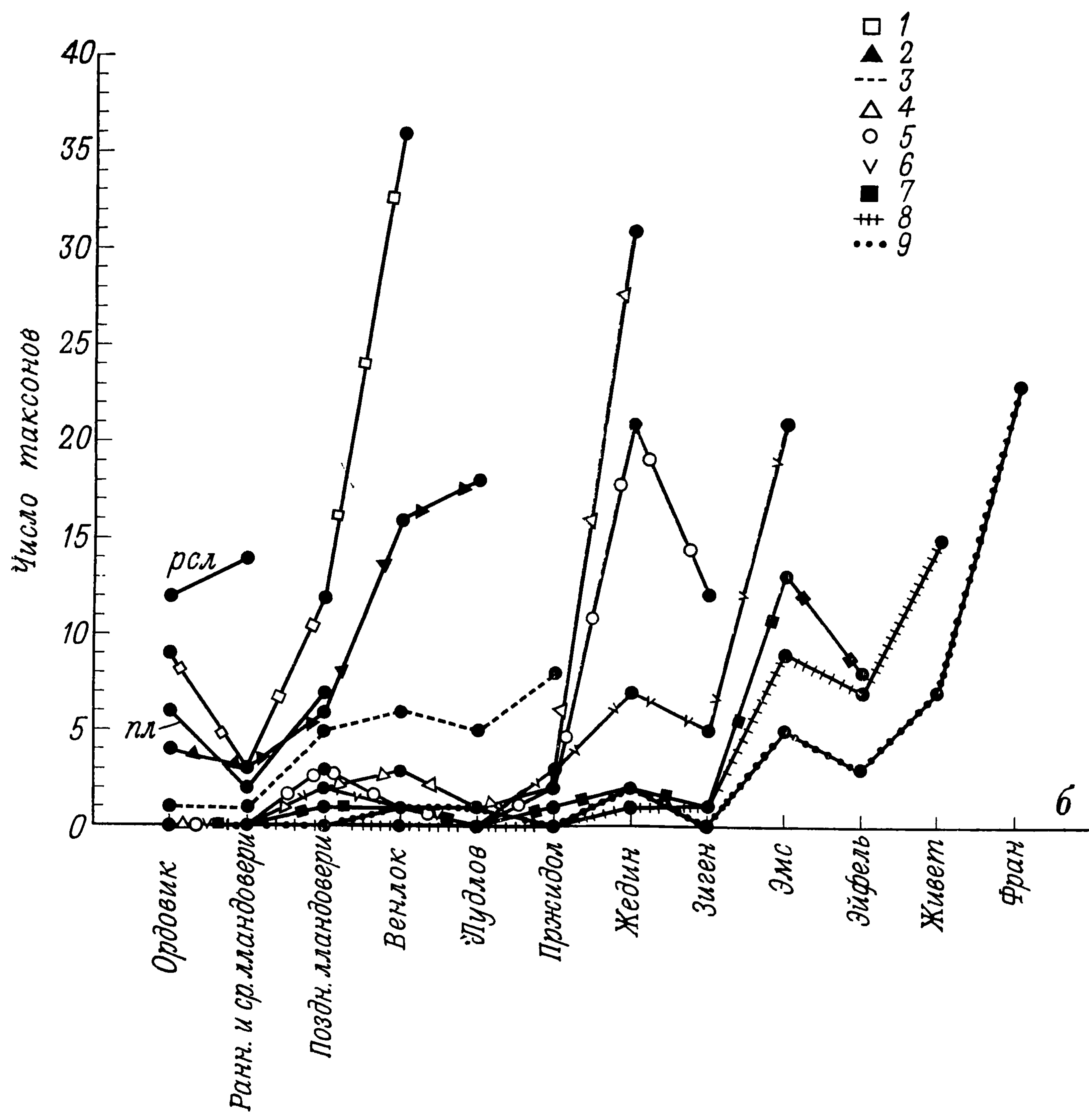


РИС. 31. Изменение числа таксонов в интервале ранний лландовери — фран.

Обратите внимание, что отрезки времени ранний лландовери — поздний лландовери и фран характеризуются либо редкими, либо космополитными таксонами, в то время как промежуточный интервал подразделяется на две части, для одной из которых характерны космополитные таксоны, а для другой — восточноамериканские — североатлантические таксоны и таксоны Старого Света — урало-кордильерские. Провинциализм достигает максимального уровня в эмсе. Пик в верхнем лландовери объясняется как результат большого притока из очень ограниченного источника (вероятно, большей частью из района юго-восточного Казахстана). Аномалия в венлоке хорошо коррелируется с максимальным обилием рифов. Сплошная линия — восточноамериканские и североатлантические таксоны; длинный пунктир — урало-кордильерские таксоны и таксоны Старого Света; короткий пунктир — космополитные таксоны; светлый кружочек — редкие таксоны.



Число таксонов
0
5
10
15
20
25
30
35
40
рсл
пл
пл
1
2
3
4
5
6
7
8
9
а
Ордовик
Ранн. и ср. лландовери
Поздн. лландовери
Венлок
Лудлов
Пржидол
Жедин
Зиген
Эмс
Эйфель
Живет
Фран



Число таксонов
0
5
10
15
20
25
30
35
40
рсл
пл
1
2
3
4
5
6
7
8
9
б
Ордовик
Ранн. и ср. лландовери
Поздн. лландовери
Венлок
Лудлов
Пржидол
Жедин
Зиген
Эмс
Эйфель
Живет
Фран

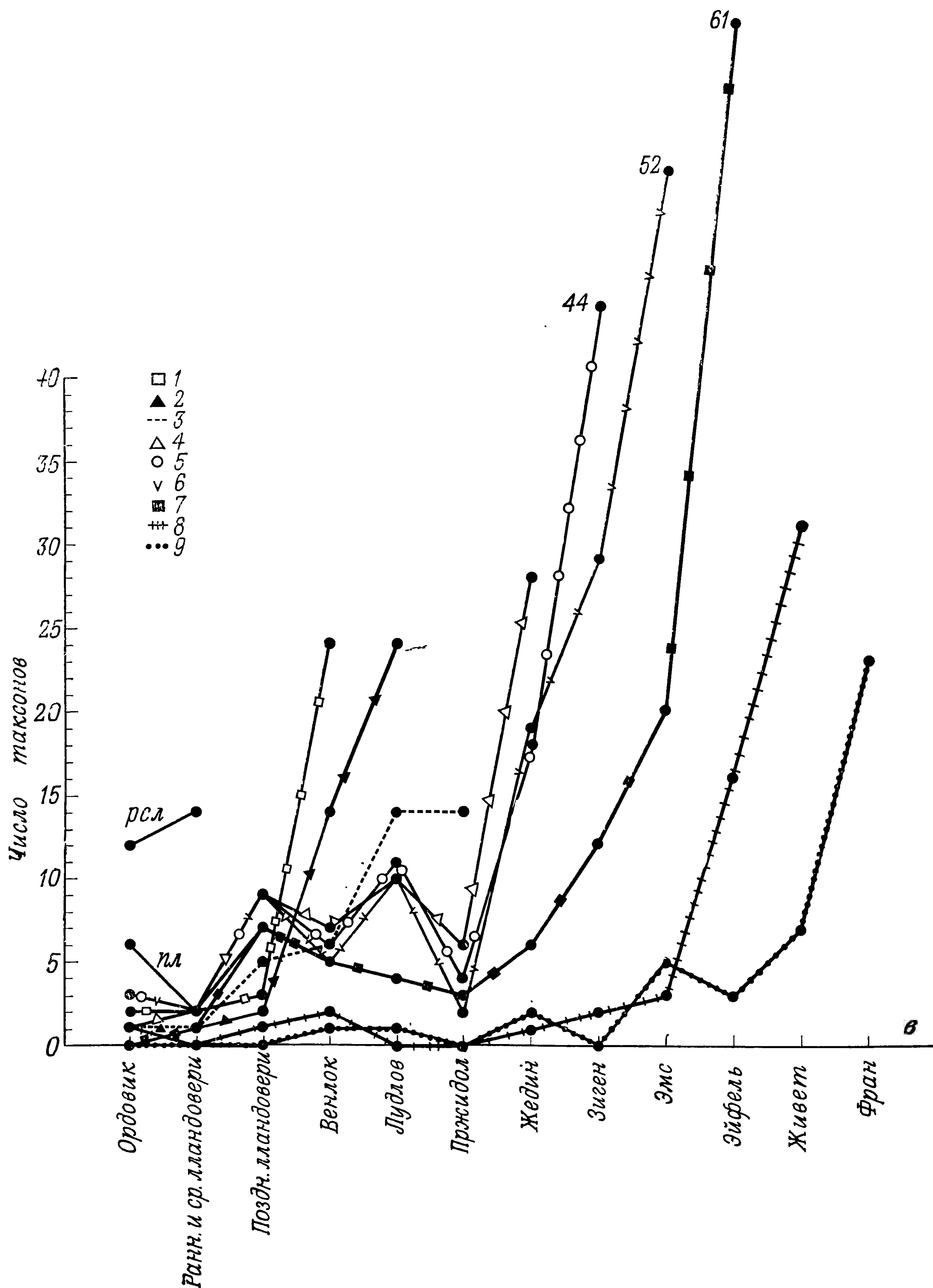


РИС. 32. Графическое изображение данных, приведенных в табл. 3.

а — распределение космополитных таксонов; *б* — распределение редких североамериканских и восточноамериканских таксонов; *в* — распределение редких таксонов Старого Света и урало-кордильерских. Бросается в глаза радикальное различие кривых распределения космополитных и провинциальных таксонов. Это частично результат уменьшения числа космополитных таксонов во время высокой степени провинциализма, а частично — результат большей длительности существования отдельных космополитных таксонов. Обратите внимание на бóльшую среднюю продолжительность существования космополитов, а также на большее обилие в любой определенный отрезок времени новых таксонов в провинциальных группах по сравнению с космополитными.

1 — венлок; *2* — лудлов; *3* — пржидол; *4* — жедин; *5* — зиген; *6* — эмс; *7* — эйфель; *8* — живет; *9* — фран; *рсл* — ранний и средний лландовери; *пл* — поздний лландовери.

нам относятся: *Acrospirifer*, *Aegiria*, *Aesopomum*, *Ambocoelia*, *Amphistrophia*, *Ancillotoechia*, *Antirhynchonella*, *Atrypa*, *Atrypina*, *Brachymimulus*, *Brachyprion*, *Brevilamula*, *Clorinda*, *Coolinia*, *Cyrtia*, *Cyrtina*, *Dalejina*, *Dicaelosia*, *Dicaelosia* (с длинной лопастью), *Dolerorthis*, *Eoplectodonta*, *Eospirifer*, *Ferganella*, *Glassia*, *Grayina*, *Gypidula*, *Hedeina*, *Hesperorthis*, *Howellella*, *Iridistrophia*, *Isorthis*, *Janius*, *Kirkidium*, *Leangella*, *Leptaena*, *Leptaenisca*, *Leptostrophia*, *Lissatrypa*, *Machaeraria*, *Megakozlowskiella*, *Mesodouvillina*, *Merista*, *Meristella*, *Meristina*, *Nucleospira*, *Pentamerus*, *Plectatrypa*, *Plectodonta*, *Plicoplasia*, *Proreticularia*, *Protathyris*, *Protochonetes*, *Protomegastrophia*, *Ptychopleurella*, *Resserella*, *Rhynchospirina*, *Rhynchotreta*, *Salopina*, *Schizophoria*, «*Schuchertella*», *Sieberella*, *Skenidioides*, *Sphaerirhynchia*, *Spinatrypa*, *Spirigerina*, *Stegerhynchus*, *Striispirifer*, *Strophonella*, *Tropidoleptus*, *Virgiana*.

Все эти роды легко отыскать в местонахождениях соответствующего возраста; они представлены особями, имеющимися в большинстве коллекций. Это таксоны, которые заставляют нас искать «редкие» экземпляры, более ценные для зональной стратиграфии.

Длительность существования таксонов. На рис. 29—32 и в табл. 3 показана длительность существования, а также распространение провинциальной и космополитной фауны брахиопод в силуре и девоне. (Все статистические данные в этой главе взяты из готовящейся к печати работы автора «Распространение замковых брахиопод в силуре и девоне». В этой работе будет рассмотрена встречаемость разных таксонов во времени и пространстве, подтвержденная необходимой документацией). При рассмотрении табл. 3 выясняется следующее:

1) Лландовери и фран — времена максимального космополитизма.

2) Максимальный провинциализм имел место в эмсе. Это выражается в малом числе (или %) космополитных таксонов и самом высоком проценте (или числе) эндемичных таксонов.

3) Космополитные таксоны включают таксоны с наибольшей продолжительностью существования. Многие из них жили с начала силура, а некоторые даже с ордовика.

4) Царство Старого Света содержит более высокий процент таксонов с большой длительностью существования (в основном «силурийские долгожители» — «Silurian holdovers» по терминологии Буко и др. [52]).

5) Восточно-Американское царство содержит самый большой процент новых таксонов.

6) Следует помнить, что приведенные здесь статистические данные отражают общую тенденцию. Фактическое число таксонов может изменяться как по мере дальнейшего изучения таксономии, так и в результате незначительных изменений в корреляции. Однако нет причины считать, что процентные величины, указанные в таблице, подвергнутся большим изменениям. Общие направления развития фауны нам ясны. Дальнейшие более детальные исследования таксономии и корреляции, вероятно, еще более подчеркнут тенденции, показанные в таблице, а не сгладят их.

7) Большая продолжительность существования космополитных таксонов, тех самых, которые в больших количествах встречаются в большинстве коллекций, также подчеркивает прекрасную корреляцию между большой величиной популяций и низкой скоростью эволюции и наоборот.

Длительность существования космополитных и провинциальных таксонов. Рис. 29 не оставляет никаких сомнений в том, что космополиты существуют гораздо дольше, чем провинциальные таксоны. Это заключение подтверждает сделанный ранее вывод, что таксоны, характеризующиеся большими популяциями (в том числе космополитные), эволюционируют гораздо медленнее, чем таксоны, характеризующиеся небольшими популяциями (в том числе провинциальные). Процент исключений, как видно из рис. 29, в обоих случаях небольшой. Очевидно, здесь имеет место постепенный переход между

таксонами, считающимися провинциальными и таксонами, считающимися космополитными. Измерить этот переход, вероятно, можно, взяв так называемые космополитные таксоны (рис. 30) и нанеся на график их общую продолжительность существования и длительность их существования как космополитов. Легко заметить более сильную тенденцию долгоживущих космополитных таксонов оставаться космополитами в течение большей части их общей продолжительности существования (в процентах), чем у космополитов, имеющих меньшую продолжительность жизни.

Биография пограничных районов. Установить биогеографический характер фауны данного района не трудно, если этот район находится далеко от биогеографических границ. Разобщенные элементы, появившиеся из других одновозрастных биогеографических подразделений, и реликтовые элементы, сохранившиеся от ранних времен,— вот те реальные осложнения, которые могут частично затруднить понимание биогеографического единства фауны. Однако фауны из района, расположенного на пограничной площади,— совсем другое дело. Сначала они сбивают с толку тем, что в них «смешиваются» элементы, которые никто не ожидает видеть вместе (все эти замечания предполагают, что мы имеем полный спектр сообществ животных, представляющих столько обстановок, сколько их было в действительности).

Анализ биогеографии в пограничном районе должен проводиться на возможно более детальной стратиграфической основе, чтобы мы могли узнать, действительно ли кажущиеся «смешанными» элементы принадлежат одному и тому же слою. Если эти элементы не принадлежат одному и тому же слою или одному и тому же местонахождению, то они могут свидетельствовать о перемещении биогеографической границы, а не о смешении фауны. Когда биогеографический анализ не проводится послойно, от одного местонахождения к другому, появляется опасность, что пограничный район будет интерпретироваться как один из тех, где происходит перемешивание фаун; обстановки, характеризующие биогеографические подразделения, также будут рассматриваться как смешанные, а это означает, что фаунистические барьеры каким-то образом стали неотчетливыми в этом районе. Такое ложное представление о постепенных переходах делает весьма неясным понимание причин, обусловливающих провинциализм.

Статистические данные по девону Невады (включая соответствующие отрезки временных интервалов для царств Старого Света и Восточно-Американского) поясняют это положение (рис. 26, *А* — *Е*). Территория Невады в течение девона находилась в пограничной биогеографической области, соприкасающейся с царствами Старого Света и Восточно-Американским. Рис. 26, *А* — *З* указывают, что зародившаяся в жедине фауна (зона до-*Quadrithyris*) состояла в основном из таксонов Старого Света и космополитных таксонов; в последующей зоне *Quadrithyris* имело место смешение приблизительно двух частей таксонов, характерных для Старого Света, и одной части таксонов, характерных для Восточно-Американского царства, не считая, конечно, космополитных таксонов. В течение следующей зоны *Spinoplasia* (поздний жедин) наблюдается определенный сдвиг состава фауны, обитавшей на территории Невады, в сторону Восточно-Американского царства (эндемичные таксоны царства Старого Света отсутствуют в изучавшихся образцах). С наступлением зигена (зона *Trematospira*) начался обратный сдвиг состава фауны в сторону царства Старого Света (хотя число эндемичных таксонов Восточно-Американского царства в имеющейся выборке превосходит число таксонов царства Старого Света более чем в два раза). В эмсе (зоны *Acrospirifer kobehana* и *Eurekaspirifer*) эта тенденция приближения к условиям царства Старого Света продолжается, причем эндемичные формы царства Старого Света значительно преобладают над эндемиками Восточно-Американского царства (несмотря на появление значительного числа форм, эндемичных для Невады, которые свидетельствуют о правомочности отнесения райо-

на Кордильер к царству Старого Света). В эйфеле (зоны *Leptathyris* и *Warrenella kirki*) отсутствуют таксоны Восточно-Американского царства; большое число эндемичных таксонов Старого Света и таксонов, эндемичных для Невады, определяют отношение района Кордильер к царству Старого Света. В живете продолжается ситуация, характерная для эйфеля, с тем отличием, что присутствует множество космополитных таксонов, характерных для всего мира в течение этого интервала времени. При рассмотрении рис. 28 можно заключить, что из-за маленьких размеров выборок из Невады (представляющих весьма ограниченное число сообществ и сравнительно немного местонахождений) фауны Невады, вероятно, выглядят более космополитными, чем это имеет место в действительности. Несоразмерность этой выборки по сравнению с таковыми для более изученных районов, например субпровинции Аппохимчи, Аппалачского царства и Рейнско-Чешской области царства Старого Света, показывает, что данные о числе таксонов (абсолютном и относительном) по Неваде нельзя использовать ни для каких целей, кроме как для общей характеристики.

Экологические корреляции. На рис. 36 представлены экологические компиляции для ряда бентосных комплексов по таксонам, о которых пойдет речь в гл. 6, часть II. Хотя эти данные гораздо более ограниченные, чем хотелось бы, это не мешает нам сделать некоторые выводы. Один из них состоит в том, что замковые брахиоподы независимо от того, являются ли они провинциальными или космополитными, встречаются в максимальных количествах в сообществах, имеющих ограниченное распространение в бентосных комплексах (рис. 36, *а*).

Другой вывод заключается в том, что большинство таксонов (рис. 36, *б*) независимо от того, установлены ли они по всему бентосному комплексу или в его узкой части, встречаются в бентосных комплексах 3—5. Иначе говоря, бентосные комплексы 1—2, помимо того, что они населены меньшим числом таксонов, не более благоприятны для космополитных долгожителей, чем более удаленные от берега бентосные комплексы. Поэтому нет никаких указаний на то, что удаленная от берега зона является менее «устойчивой» с точки зрения условий обитания, чем прибрежный район, если устойчивость среды определяется количеством космополитных длительно существовавших таксонов (космополиты живут дольше провинциальных таксонов).

Источники ошибок при составлении таблиц. Главные источники ошибок, появляющихся при статистических обобщениях биогеографических данных (рис. 27), следующие:

1) Различия точек зрения на принадлежность видов к тому или другому роду, значительно влияющие на оценку периода существования рода.

2) Различия точек зрения на корреляцию отложений, в которых найден тот или иной род.

3) Различия точек зрения на обоснованность выделения разных родов, включая мнения, что тот или иной род необоснованно выделен или недостаточно расчленен.

4) Отсутствие систематических попыток обозначить на рис. 27 диапазон распространения рода в пределах единицы времени, если он не распространяется на всю эту единицу времени. В большинстве случаев было произвольно показано его распространение на все временное подразделение. В тех случаях, когда род не распространяется на всю единицу времени, это приводит к некоторому искажению всей картины. Однако общий характер аномалий показывает, что такие ошибки на этой стадии исследований не очень повлияют на выводы.

5) Различия в определении относительной продолжительности временных подразделений (рис. 27) могут несколько изменить оценку влияния некоторых факторов, рассмотренных в этом разделе, но не настолько, чтобы корректировка значительно изменила всю картину.

6) Будоражащая мысль работа Уильямса [264] о «монографической эволюции», где он в качестве примера берет замковых брахиопод, поднимает вопрос о законности любых статистических данных, основанных на числе родов в единицу времени или на географическую площадь. У нас нет веских оснований для вывода, что по мере поступления все новых таксономических и географических данных останутся постоянными относительные количества таксонов, известных в фанерозое в целом для каждой небольшой группы. Однако, что касается замковых брахиопод позднего ордовика — девона, то я лично считаю, что относительные изменения будут не настолько серьезны, чтобы сделать недействительными выводы, к которым мы пришли в этой книге, хотя, конечно, будут иметь место. Например, мы знаем еще слишком мало, чтобы осмелиться сравнивать число девонских провинциальных и космополитных таксонов в разных районах. Карадок и ашгилл Андской области содержат богатую фауну брахиопод, которая, в сущности, не изучена. Мои впечатления субъективны, и я не выразил их в числовых величинах, но все они основаны на самом подробном знакомстве с замковыми брахиоподами этого отрезка времени, какое только возможно для группы в целом (в некоторых разделах мои знания, к сожалению, ничтожны, но все-таки мне кажется, что я имею достаточный опыт и основания для подобных обобщений). Например, я уверен (настолько, насколько можно быть уверенным, изучив большую часть данных), что в нижнем девоне имеется гораздо больше таксонов брахиопод, которые уже выделены или могут быть выделены, чем в нижнем силуре. Дальнейшее подробное изучение фаун нижнего силура вряд ли сильно изменит эту картину. Представляется, что возможные неясности в наших сведениях о замковых брахиоподах силура — девона очень малы, чего нельзя сказать о брахиоподах нижнего — среднего кембрия и триаса. Для двух последних интервалов времени монографическое влияние может быть очень сильным.

Дальнейшее уточнение корреляции, географического распространения и таксономии, несомненно, позволит сделать дополнительные и более точные выводы. Такое уточнение следует производить тогда, когда возникает практическая необходимость. Однако, ввиду того что таким детализациям не будет конца, я считаю себя вправе суммировать данные, имеющиеся в настоящее время. Это не означает, что мои выводы окончательные. Они субъективны и в будущем могут быть модифицированы. Область моих исследований можно сравнить с неизвестными водами, полными скрытых скал, на которые мне, вероятно, придется не раз наткнуться. Мое единственное желание — не оказаться на дне сразу, а взять курс, который ведет к пониманию основных зависимостей.

Комментарии. Несмотря на свой предварительный характер, наш очерк по силуро-девонской «Биогеографической статистике», возможно, не покажется излишним хламом на фоне элегантных статистических методов. Ясно, что данные о распределении ископаемых во времени и пространстве могут многое рассказать как биологу, так и палеонтологу. В будущем более детальные анализы этих данных должны соответственно углубить наши знания о действующих силах, сформировавших ископаемую летопись. В сухих списках фауны и иллюстрациях перед нами предстанет картина то убыстряющейся, то затихающей эволюции животных, разворачивающаяся на фоне физических условий, характерных для каждого конкретного периода времени в прошлом.

Изменения в пермо-триасе

Значительные глобальные изменения мелководных морских фаун беспозвоночных примерно на границе перми и триаса были камнем преткновения и источником спекуляций для ученых в течение почти ста лет [167].

Ученые бились над решением следующих важных проблем: 1) вымирание в поздней перми большинства разнообразных палеозойских беспозвоночных на уровне родов, семейств и надсемейств, а также нескольких отрядов и классов; 2) появление в раннем триасе фауны, состоящей в основном из новых родов, семейств и надсемейств беспозвоночных; 3) широкое географическое распространение небольшого числа таксонов в раннем триасе.

Вначале эти сильные пермо-триасовые изменения рассматривали почти как подтверждение теории о неэволюционном происхождении фауны, так как эти изменения были слишком интенсивны. Однако имеются немногочисленные свидетельства, например в Пакистане, смешения пермских и триасовых таксонов. Отсутствие доказательств постепенных изменений морфологии во времени, как предполагал Ньюэлл [189], по-видимому, является следствием очень маленьких популяций с соответственно меньшими шансами для сохранения (в особенности при наличии незначительных несогласий в этой части разреза, на что указывал Ньюэлл).

Прежде чем рассматривать предполагаемые механизмы этих интенсивных изменений, столь отличающихся по масштабам от изменений, зарегистрированных в фанерозойской летописи, необходимо суммировать данные по физической геологии на границе перми и триаса, чтобы отыскать сведения, важные для понимания сути известных нам биологических фактов.

1) Граница перми и триаса — это время максимальной регрессии мелководных морей с континентов, превосходящей по размерам регрессии конца третичного времени, раннего кембрия, позднего ордовика, позднего мела, а также другие известные в фанерозое регрессии.

2) Климат на границе перми и триаса [152] был примерно одинаков во всем мире, так как нет доказательств обширного оледенения или каких-либо других экстремальных событий, не распространенных по всему земному шару.

3) Рифы в основном отсутствовали.

Изучение приведенных выше данных позволяет сделать следующие выводы:

1) Мелководные фауны на границе перми и триаса были ограничены очень узкими полосами, прилегающими к границам континентов. Это ограничение означает наличие мелких популяций, при условии что площадь, занимаемая фауной, имела какую-то связь с величиной популяций.

2) Однообразный климат исключает возможность существования климатических поясов, которые бы играли роль биогеографических барьеров, препятствующих миграции и смешению фауны.

3) Главные эпизоды вымирания фауны в пермском периоде, очевидно, являются результатом уменьшения величины популяций, нивелирования климатических барьеров, которые ранее обеспечивали существование провинциально дифференцированных фаун, и исчезновение рифов. В поздней перми существовало большее число сообществ, чем в раннем триасе.

4) Широкое распространение в самом раннем триасе фаун с небольшим таксономическим разнообразием согласуется с присутствием ограниченного числа сообществ животных.

5) Большие таксономические различия и отсутствие таксономической непрерывности на уровне родов, семейств, надсемейств и иногда даже отрядов между поздней пермью и ранним триасом доказывают исключительно высокую скорость филетической эволюции, возможную при условии очень маленьких популяций.

6) Уменьшение числа таксонов вблизи рассматриваемой границы, т. е. сильное замедление скорости таксономической и кладогенетической эволюции, согласуются как с сильным вымиранием в конце перми, так и с очень ограниченным количеством таксонов в раннем триасе.

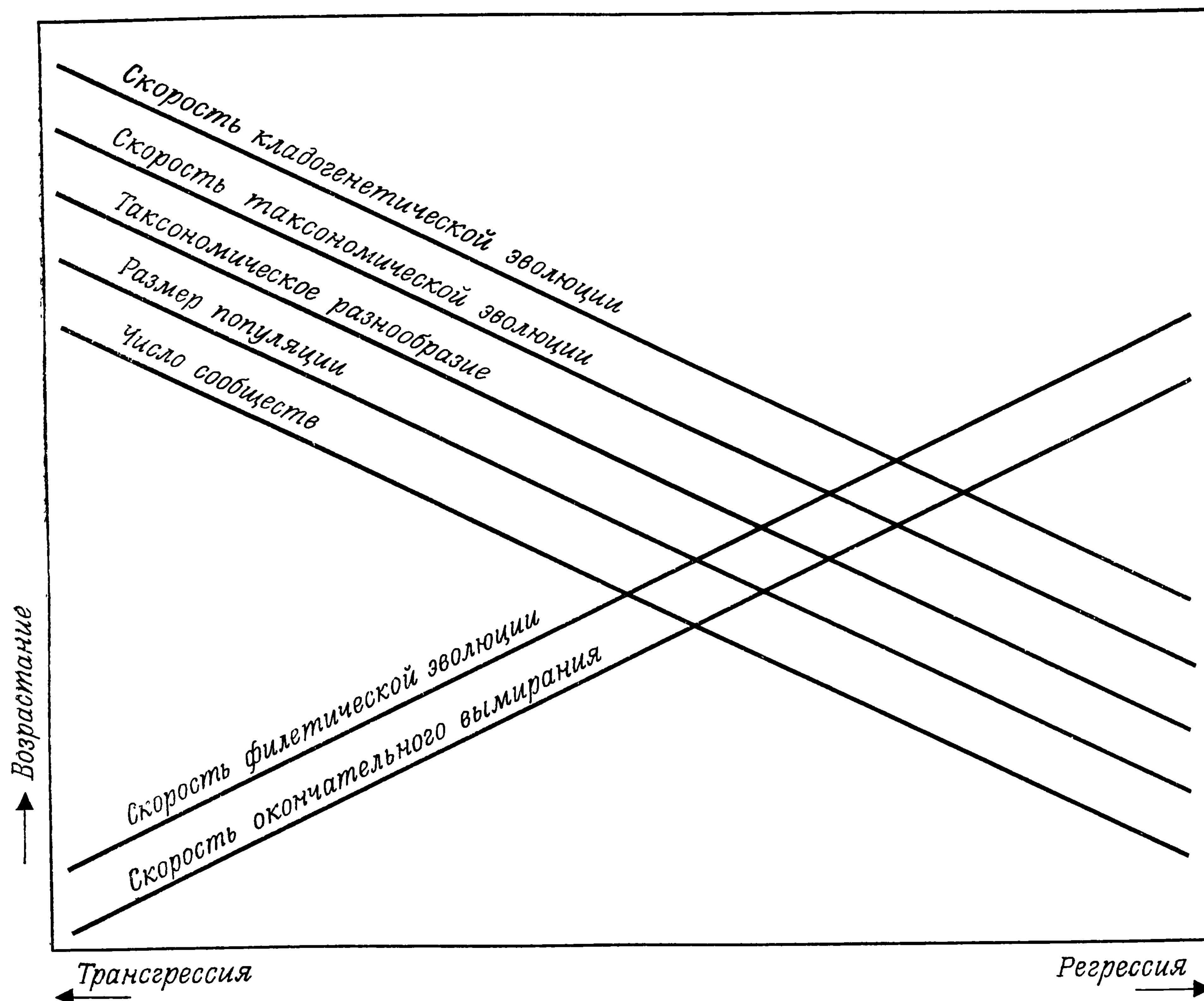


РИС. 33. Влияние регрессии — трансгрессии в условиях однородного климата, космополитизма и отсутствия рифов.

7) Этой картине соответствует отсутствие на суше иных свидетельств, кроме постоянных скоростей эволюции растений и четвероногих животных. На рис. 33 изображены условия границы перми и триаса.

Позднемеловые — раннетретичные изменения

Значительные изменения мелководных морских беспозвоночных шельфовой зоны на границе позднего мела и раннетретичного времени заслуживают рассмотрения с точки зрения влияния величины популяций. Общеизвестно, что сильное вымирание затронуло ряд основных групп животных (не только аммониты и белемниты, хотя отнюдь не все группы [285]). Общепризнано также, что многие группы демонстрируют доказательства продолжения существования и органической эволюции, а также увеличения разнообразия после пересечения этой границы. Конец мелового периода характеризовался увеличением климатической дифференциации по сравнению с ранним мелом и юрой (во время которых повсеместно был более равномерный климат), а также обширными поднятиями континента над уровнем моря и высоким уровнем рифообразования. Более обширные площади суши на континентах в этом отрезке времени способствовали появлению сильно провинциальной мелководной ракушечной фауны, что обусловлено разделяющим влиянием изотерм (ассоциирующихся с более дифференцированным климатом), пересекающих массивы суши и образующих большое число биогеографически изолированных районов с соответственно увеличившимся числом сообществ. Климатические изменения помогают объяснить повышение скорости вымирания некоторых групп, так же как увеличившиеся возможности для про-

винциализма позволяют говорить об ускорении эволюционных процессов других групп благодаря уменьшенной величине популяций и их изолированному положению [43].

Причины изменения количества рифов во времени

На рис. 22, *н* графически суммированы данные, которые показывают, что площади современных континентов, занятые в силуре и девоне рифами и рифовыми постройками, не были постоянными. Представления о распределении рифов в мезозое и кайнозое можно получать из соответствующих разделов «Атласа» Халлема [113]. Естественно, что широтное простирание мезозойских и кайнозойских рифов тесно связано с положением соответствующих изотерм, которое изменялось во времени. Есть основание заключить, что такая же ситуация могла быть и в силуре — девоне. К сожалению, мы имеем гораздо меньше сведений о распределении изотерм в силуре — девоне, чем о их распределении в мезозое и кайнозое. Сравнительно небольшое количество рифовых построек в лландовери, так же как и эвапоритов, может указывать на существование более прохладного климата на земном шаре даже в районах значительно удаленных от Мальвинокаффрского царства. Обилие рифов, а также эвапоритов в позднем венлоке — лудлове, возможно, связано с повышением температуры на земном шаре. Уменьшение рифовых построек в пржидоле может отражать еще одну пертурбацию, за которой последовало увеличение количества рифов в девоне, связанное с общим постепенным повышением температуры. Отсутствие рифов в фамене, вероятнее всего, результат почти полного массового вымирания организмов во фране, уничтожившего все рифообразующие формы (возможно, это связано с каким-то неизвестным физическим процессом). Лишь в раннем карбоне снова появляется новая группа рифообразующих организмов, предки и образ жизни которых были иными, чем у форм, существовавших в докаменноугольное время. Вывод о связи количества рифов с тепловым режимом земного шара пока еще не доказан, но вполне приемлем.

Глубоководные моря

Отсутствие на континентах бентических раковинных беспозвоночных, относящихся к бентосному комплексу 6 и к более глубоководным комплексам (в этой работе мы называем их пелагическим сообществом), дает основание предполагать, что более глубоководная и, вероятно, даже глубоководная бентическая фауна беспозвоночных в силуре и девоне не существовала. Соответствующие отложения изобилуют остатками планктонных организмов, таких, как граптолиты, конодонты, акритархи, хитинозои, радиолярии. Имеются также следы бентических форм. Это впечатление усиливается благодаря присутствию однообразного сообщества *Notanoplia* и сообществ морских звезд вблизи границы между комплексами 5 и 6. Развитие глубоководных раковинных бентических беспозвоночных могло произойти в последевонское время. Маловероятно (даже учитывая трудности, с которыми встречаются геологи при распознавании глубоководных отложений на чисто физической основе), что глубоководные раковинные бентические беспозвоночные существовали в силуре и девоне, если они полностью отсутствуют в бентосном комплексе 6. Присутствие редких перенесенных раковин бентосных беспозвоночных в отложениях, сформированных мутьевыми потоками, лишь подтверждает этот вывод.

Заключение Роу [215] о плотности раковинных бентических организмов, приходящихся на единицу площади дна современного моря, гласит, что по мере удаления от шельфа к открытому океану эта величина уменьшается. Однако гораздо меньшая плотность популяций в современных глубоковод-

ных морях все-таки не может объяснить отсутствие ископаемых остатков бентической фауны, удаленной от берега намного дальше, чем бентосные комплексы 5 и 6. Результаты, полученные Роу [215], подтверждают коллекции глубоководных бентических форм, собранные Сандерсом и Хесслером [218].

Уоткинс [258] считал, что наличие тонкослоистых пород миссисипского возраста, в которых отсутствуют макроскопические ископаемые (формация Брэгдон Северной Каролины), является доказательством существования глубокого моря (или по крайней мере более глубокого, чем у границ шельфа), где отсутствуют многочисленные организмы, способные вызвать биотурбацию. Тонкослоистые породы с четко выраженными плоскостями напластования также характерны для разреза докаменноугольных пород (включая силурийско-девонские), находящихся на большем расстоянии от берега, чем бентосный комплекс 6. Для этих отложений характерно отсутствие остатков раковин макробентоса (планктонные формы типа граптолитов и гониатитов во многих местах многочисленны), а также каких-либо доказательств биотурбации (т. е. четко выраженные плоскости напластования). Таким образом, мы приходим к выводу, что в местонахождениях, удаленных от берега и находящихся глубже бентосного комплекса 6, не только отсутствуют раковинные бентические беспозвоночные, но и редко встречаются мягкотелые организмы, способные вызвать биотурбацию, за исключением малочисленных форм, оставивших лишь следы жизнедеятельности. (Хесслер и Сандерс [120] отмечают большое количество аннелидных червей в глубоководных образцах.)[44]

Значительное изменение граптолитовых фаун на границе ордовика и силура, совпадающее с аналогичными изменениями бентических мелководных беспозвоночных, можно интерпретировать как указание, что граптолиты не принадлежали океаническому планктону. Не следует ожидать, что физические изменения, приводящие к заметным изменениям величины популяций, которые связаны с вымиранием, повлиявшие на мелководный бентос, оказали подобное влияние и на широко распространенную океаническую планктонную группу. Высокая скорость филетической эволюции и пониженная скорость таксономической и кладогенетической эволюции, наблюдаемые у граптолитов на границе ордовика и силура, характерны также для брахиопод.

Если принять предложенное Хеджпетом [119] деление морских фаций на океанические и прибрежные приблизительно по 200-метровой изобате, то у нас не будет никаких доказательств существования океанической раковинной бентической фауны в силуре и девоне. Остается также неясным, существовала ли океаническая планктонная фауна, хотя планктонные формы в силуре — девоне (граптолиты, акритархи и т. д.), несомненно, обитали в прибрежных условиях.

Скачкообразная эволюция?

Имеющаяся у нас информация о брахиоподах силура и девона позволяет сделать некоторые выводы о возможности «скачкообразной эволюции» (explosive evolution). Гипотезу о том, что вскоре после своего «первого появления» группа испытывает период «скачкообразной эволюции» (что равняется быстрому кладогенетическому возникновению таксонов), мы можем проверить по известным нам данным о брахиоподах силура — девона. Анализ данных, собранных в нашей книге, показывает отсутствие неизбежной связи между временем «первого появления» и высокой («скачкообразной») скоростью эволюции. Мы же имеем доказательства высоких скоростей филетической и кладогенетической эволюций в разные времена истории развития групп родов и видов, относящихся к отдельным семействам или подсемействам. Нет никаких свидетельств, что появление многих групп на уровне семейства в начале позднего лландовери сопровождалось периодом быстрой эволюции,

за которым следовало снижение скорости эволюции. Данные по силуру — девону дают большее основание считать, что группы эволюционировали в виде небольших изолированных популяций (как правило, мы не имеем информации о скорости их эволюции в таких условиях, поскольку обычно не знаем их местоположения, и вынуждены судить о ней, когда группа вполне сформировалась), после чего для них наступил период скачкообразно быстрого географического распространения. После этого периода быстрого скачкообразного распространения скорость их эволюции может быть либо быстрой, либо медленной, в зависимости от величины популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой. Например, мы установили, что виды *Eocoelia* (рис. 18), широко распространенные географически, но образующие сравнительно небольшие популяции, филетически эволюционировали быстро по сравнению с современными им таксонами пентамеринид (на уровне рода), образующими большие популяции (рис. 18 и 27). Позднее, в позднем венлоке — лудлове, пентамериниды испытывали быструю кладогенетическую и таксономическую эволюцию на родовом уровне (рис. 27), что связано с небольшой величиной изолированных популяций, существовавших в условиях разбросанных рифов. Не установлено значительных изменений скорости филетической эволюции у разных стрикландид (рис. 27) со времени их первого появления в основании лландовери до времени их гибели почти в конце венлока. Хонетиды (рис. 17) были широко распространены в течение почти всего силура (хотя, возможно, развивались первоначально из точечного источника!), но после первого появления в лландовери они эволюционировали медленно. В раннем девоне в условиях более мелких популяций (связанных как с провинциализмом, так и с условиями регрессии) они имели высокую скорость кладогенетической и филетической эволюции. В позднем девоне хонетиды снова развиваются медленно в условиях уменьшившегося уровня провинциализма и трансгрессии. Еще один пример — это теребратулоидные девона. Они появились внезапно, вероятно, из небольшого, географически изолированного источника (мы также рассчитываем обнаружить их в разрезах более раннего возраста), где эволюция уже какое-то время продолжалась с неизвестной скоростью (возможно большой, однако обусловленной малой величиной популяций), после чего произошло их внезапное широкое распространение на границе силура с девоном. Некоторые группы (рис. 20, 21) затем испытали период быстрой «скачкообразной» филетической и кладогенетической эволюции, но этот период хорошо коррелируется со временем сильного провинциализма и регрессии моря; при этом отсутствуют доказательства начала эволюции теребратулоидных в силуре — девоне (не следует путать время первого появления в стратиграфическом разрезе со временем, когда группа впервые появляется в биологическом смысле!). Другие группы теребратулоидных (ренсселандиды, рис. 27) эволюционировали очень медленно (если вообще эволюционировали) в течение раннего девона и эйфеля до тех пор, когда в живете произошло внезапное резкое ускорение их кладогенетической эволюции, что вполне может быть обусловлено наличием соответствующих рифовых или связанных с рифами обстановок (это большей частью связанные с рифами организмы, предпочитающие условия подвижных вод такого типа, который ассоциируется с рифами). После этого до наступления франа они совсем исчезают как группа.

Иными словами, «скачкообразная эволюция» брахиопод силура — девона могла происходить в любое время истории развития группы, если появились условия, благоприятные для небольших изолированных популяций, члены которых свободно скрещивались между собой. Эти данные о брахиоподах силура — девона заставляют задуматься о том, чем же отличаются обычно приводимые примеры «скачкообразной эволюции», относящиеся к другим группам животных на ранней стадии их эволюционного развития. Было бы желательно проверить данные по этим другим группам в связи с измене-

нием величины скрещивающихся между собой популяций во времени, а также уделить особое внимание вопросу первого их появления в стратиграфическом разрезе (внезапное появление и широкое распространение следов жизнедеятельности группы) относительно фактического, гораздо более раннего времени начала эволюции этой группы в условиях географически изолированных небольших популяций, которые могли совсем не сохраниться в ископаемой летописи или в крайнем случае с большим трудом могут быть найдены благодаря своей исключительной редкости.

Тектоника плит и дрейф континентов

Несмотря на решение, избегать вопросов о дрейфе континентов и о тектонике плит, которое мы приняли во введении, мы все же вынуждены сделать несколько замечаний о недавно появившемся палеобиогеографическом Атласе [113]. Из Атласа видно, что границы палеобиогеографических царств мезозоя и кайнозоя протягивались примерно в широтном направлении. Это обстоятельство исключает любое крупномасштабное перемещение главных континентальных массивов с севера на юг. Возможным исключением является полуостров Индостан, который все еще недостаточно изучен в этом отношении. Границы царств в перми — карбоне также совпадают с современными параллелями, хотя данные, представленные в Атласе по этому вопросу, не столь исчерпывающи, как хотелось бы. Граница Мальвинокаффрского царства в силуре и девоне также имеет примерно такое же направление (в отличие от царств Восточно-Американского и Старого Света). Ситуация для ордовика в этом отношении менее ясна; что же касается кембрия, то в Атласе он представлен совсем неопределенно. Вся эта информация дает основание говорить о том, что широтное простирание биогеографических границ в силуре и последующих периодах свидетельствует против гипотезы значительного относительного перемещения основных континентальных масс в меридиональном направлении, если границы царств связаны с изотермами, которые сами протягиваются вдоль параллелей. Таким образом, вопрос о возможности перемещения континентов в широтном направлении остается полностью открытым с точки зрения биогеографических данных. Для того чтобы сделать подобные выводы в отношении периодов, предшествующих триасовому, требуются интенсивные исследования по биогеографии карбона — перми, не говоря уже о кембрии и ордовике, по которым необходимые данные совсем отсутствуют.

Из Атласа Халлема ясно, что тепловодное царство Тетис существовало начиная по крайней мере с юры, а возможно, с перми или даже карбона. Однако данные в пользу биполярности климата в докаменноугольное время отсутствуют [45]. И наоборот, по силуру и девону имеются доказательства прохладного или холодного климата в Мальвинокаффрском царстве Южного полушария, не имеющем аналога в северном полушарии, где известна только более теплая область, граничащая с Мальвинокаффрским царством. Ситуация для кембрия и ордовика остается неясной, хотя картина климата в карадоке — ашгилле, вероятно, сходна с картиной в силуре и девоне.

Корреляция по ископаемым и ее точность

Когда было установлено, что разные группы ископаемых животных характеризовались различными скоростями эволюции (морфологической, кладогенетической, таксономической или филетической), возникла необходимость рассмотреть проблему точности стратиграфической корреляции с помощью ископаемых. Понятно, что группы животных, испытывавших быструю эволюцию, являются более точным инструментом для корреляции, чем медленно эволюционирующие группы. Выдвинутый нами тезис состоит

в том, что исторически группы ископаемых животных, первоначально представленные небольшими популяциями, эволюционируют быстрее, чем крупные популяции. Другой наш тезис заключается в том, что быстро эволюционирующие небольшие популяции имеют склонность изолироваться от больших популяций как в виде отдельных сообществ, так и в виде небольших биогеографических единиц. Если это действительно так, то можно сделать вывод, что корреляции внутри таких сообществ с небольшими популяциями и более мелких биогеографических единиц будут гораздо более точными, чем внутри сообществ с большими популяциями и более крупных биогеографических подразделений. Фактически данные по ископаемым силура и девона хорошо согласуются с этими выводами. Например, корреляции, основанные на филетически быстро эволюционировавших видах *Eocoelia* и *Stricklandia*, намного точнее тех, которые основаны на таксономически медленно эволюционирующих *Pentamerus* и *Pentameroides* (рис. 18). Корреляции между таксонами, относящимися к сообществам быстро эволюционировавших групп, и таксонами, принадлежащими к сообществам, содержащим медленно эволюционировавшие популяции, будут соответственно затруднены, за исключением пограничных районов, где может иметь место некоторое смешение фауны. Такая же ситуация наблюдается и для биогеографических единиц разных размеров.

Эта информация показывает, что ископаемые зоны разных биогеографических областей или разных сообществ обычно имеют неравную абсолютную длительность, даже если учтены изменения окружающих условий, повлиявшие на длительность существования таксона в одном месте. Стели и Уэллс [237] пришли к такому же выводу еще ранее при изучении герматипных кораллов. Однако наши выводы отличаются от выводов по кораллам из низких и высоких широт, так как они сделаны на более широкой основе, когда точность корреляции обратно пропорциональна размеру популяции независимо от географической широты. Наше заключение частично согласуется со старым правилом большого пальца, согласно которому наибольший вес в корреляции придается редким ископаемым, хотя мы здесь специально подчеркиваем, что необходимо исследовать «редкую встречаемость» в глобальном масштабе, а не ту, которая представляет собой местный феномен, обусловленный быстро изменявшимися природными условиями, которые могут полностью отсутствовать в другом районе, где этот таксон весьма обычен и имеет широкое распространение.

Эти замечания относятся в основном к бентическим организмам. Буко и др. [56] рассматривают отдельный, хотя и связанный с предыдущим, вопрос о точности корреляции, основанной на планктонных ископаемых, живших на разной глубине.

Географическое видообразование

Настоящая работа исходит из особой важности в прошлом географического видообразования в противоположность симпатрическому видообразованию. Несмотря на то что частично это может быть обусловлено большими трудностями обработки ископаемых остатков (отсутствие мягких частей, отсутствие цветных узоров на раковинах и других видовых признаков ведет к объединению различных видов в полифилетические виды), полный набор признаков всегда подчеркивает важность географического видообразования как главного механизма. Корреляция высокой скорости кладогенетической эволюции (появление более чем одного таксона от единого прародителя) с периодами широкого распространения провинциализма и обилия рифов (рифы можно считать разбросанными «микропровинциями», слабо связанными между собой везде, кроме очень маленьких районов) наряду с сильно возросшим числом сообществ, возможным в этих условиях, является убеди-

тельным косвенным доказательством в пользу географического видообразования. Эта информация, полученная на основе ископаемой летописи, хорошо согласуется с данными по современному периоду, суммированными недавно Майром [175 и более ранние публикации].

Предложенные Элдреджем и Гулдом [93] термины «прерывистое равновесие» (Punctuated Equilibria) и «филетическая постепенность» (Phyletic Gradualism) просто-напросто выражают обычную ситуацию, в которой быстрая эволюция (их «прерывистое равновесие») происходит в географически изолированных маленьких популяциях (бóльшая вероятность пробелов в ископаемой летописи), в то время как медленная эволюция имеет место в географически широко распространенных крупных популяциях (меньшая вероятность пробелов в ископаемой летописи). В своих полных энтузиазма утверждениях, что быстрое географическое видообразование является самым существенным механизмом, эти авторы ошибочно принимают очевидный факт, что медленное видообразование происходит одновременно с быстрым видообразованием. Термин «прерывистое равновесие» несколько неудачен, так как некоторые опрометчивые исследователи могут подумать, что применение его означает признание «сальтаций» и «макроэволюции». При объяснении данных об ископаемых у нас нет нужды обращаться к сальтациям или макроэволюции, так как для этой цели вполне достаточна быстрая эволюция в условиях изоляции и небольших популяций и при условии сохранения ископаемых, которая полностью согласуется с механизмами изменений, выдвинутыми биологами.

Я подчеркиваю, что данные об ископаемых, о которых идет речь в этой книге, хорошо коррелируются с теорией географического видообразования. Однако из этого не следует делать вывод, что не может быть примеров, в которых какой-либо механизм, способствующий симпатрическому видообразованию, лучше объяснит имеющиеся факты. Примеры близкородственных видов, встречающихся в одном и том же осадке, можно легко объяснить небольшими различиями в нишах (улитки, предпочитающие прикрепляться к водорослям, и близкородственные им виды, ползающие в поисках пищи по грунту под этими водорослями; таксоны, дающие потомство в несколько разное время года, и т. д.). Конечно, вопрос, стоит ли считать примеры такого типа в строгом смысле симпатрическими, является спорным. Кроме того, существуют примеры, которые легко объяснить как результат развития близкородственных видов в изоляции и последующего изменения барьеров, что позволило таксонам занять одну и ту же площадь, где разные экологические ситуации (например, деятельность хищников) дают им возможность сосуществовать, несмотря на то, что они потребляют одинаковую пищу.

Однако тип симпатрической эволюции, рассмотренной Коном [313, 151], которая также похожа на эволюцию организмов ровного дна, в результате которой они превращаются в рифовые организмы, включает особые, экологически разные условия обитания в одном и том же месте. Такая симпатрическая эволюция, вероятно, происходила в прошлом неоднократно. В определенном смысле этот тип симпатрического видообразования можно считать географическим, но в очень небольшом масштабе. Симпатрическое видообразование, означающее, что одна форма, обитающая в особых условиях, дает начало двум или более таксонам, обитающим точно в таких же условиях, ископаемой летописью не подтверждается.

Географическое видообразование, полнота ископаемой летописи и скорости эволюции. Начиная с 1859 г. самой досадной особенностью ископаемой летописи считается ее явная неполнота. Для эволюциониста эта неполнота тем более огорчительна, что она устраняет реальную возможность проследить путь, по которому шла органическая эволюция, из-за бесконечного множества «недостающих звеньев». Ископаемая летопись изобилует доказа-

тельствами в пользу органической эволюции, представляющими собой неполные ряды видов, морфология которых перекрывается и которые располагаются клинальным способом во времени. Все это распространяется на многие ряды родов и даже на некоторые семейства. Однако для таксонов выше уровня семейства в большинстве случаев весьма трудно находить убедительные палеонтологические доказательства, касающиеся морфологических переходов между одним таксоном и другим. Противники теории органической эволюции считают этот недостаток доказательств главным дефектом теории. Иначе говоря, неспособность ископаемой летописи воспроизвести «недостающие звенья», была использована как доказательство несостоятельности этой теории. Сторонники теории подчеркивали постепенный характер развития видов, родов и семейств и аппелировали к неполноте ископаемой летописи. Проблемой «недостающих звеньев» в докембрии на уровне типа, класса и более низких рангов занимался Родес [342], который правильно указывал, что стадия развития, происходившая до появления скелета у любой группы животных, проявится в виде пробелов в ископаемой летописи, причем большинство главных пробелов будет приходиться на докембрий.

Рассмотрение географического видообразования (по-видимому, главного механизма, способствующего образованию новых форм), вероятность того, что величина популяций быстро эволюционирующих таксонов, участвующих в видообразовании, будет небольшой, а также проблемы сохранности организмов в ископаемом состоянии дают дополнительные аргументы в пользу концепции органической эволюции. Ископаемая летопись основывается главным образом на организмах, характеризующихся крупными популяциями, имеющими широкое географическое распространение. Иначе говоря, в ископаемой летописи следует ожидать широкого представительства медленно эволюционировавших форм и очень слабого представительства быстро эволюционировавших форм (как ранее указывал Майр [173], см. также работу Родеса [342]). Отсюда следует, что любая группа, характеризовавшаяся на каком-то этапе своего развития таксонами, подвергавшимися быстрой эволюции в условиях эндемизма, в сочетании с более поздним или ранним периодом широкого распространения медленно эволюционировавших родственных таксонов, их предков или потомков, также будет иметь «недостающие звенья». Иными словами, наличие больших пробелов в филогенетических данных подразумевает период быстрой эволюции в условиях небольших популяций, имевших ограниченное географическое распространение. Данный вывод основан на отрицательных доказательствах. Но это отнюдь не признание поражения в поисках недостающих звеньев, которые, по мнению некоторых исследователей, вообще не существуют, а понимание того, что вероятность находки этих переходных форм намного меньше, чем соответствующих широко распространенных, медленно эволюционировавших форм. Это также подчеркивает необходимость проведения более полного географического охвата при изучении ископаемых остатков. Концентрация внимания на ископаемых, найденных в классических районах, богатых хорошо сохранившимися особями, вполне понятна, но если мы хотим до конца разобраться в проблемах морфологии, нам совершенно необходимо заполнить пробелы в филетических данных, изучая плохо сохранившиеся особи из самых отдаленных районов земного шара. Мы должны признаться, что обнаружение новых ископаемых остатков в отдаленных районах идет очень медленно и неравномерно, а собранным разрозненным коллекциям часто долго не уделяется должного внимания. Большинство таких находок сделано при полевых работах геологами, которые мало или вообще не задумываются о палеонтологическом значении своих работ. Геологи, работающие в полевых условиях, полагают, что традиционные «определения возраста» для них должны производить стратиграфы-палеонтологи (если принять во внимание высокомерное отношение многих палеобиологов к палеонтологам-стратиграфам,

делающим эту обыденную работу на плохо сохранившемся скудном материале, сразу станет понятно, почему наши знания об органической эволюции пополняются так медленно). Палеобиолог должен рассматривать неполные коллекции плохо сохранившихся остатков, полученные из глухих уголков мира, как редкую благоприятную возможность, а не считать их объектом, более подходящим для палеонтолога-стратиграфа. Изучение ископаемых остатков из наиболее удаленных районов всегда представляет интерес, так как каждая коллекция обычно содержит больше морфологических, таксономических, филогенетических, экологических и биогеографических данных, чем требуется, чтобы заинтересовать самого опытного и требовательного палеобиолога. Любое рассмотрение современной богатой информации о жизни в прошлом показывает, что для большей части земного шара, удаленной на большие расстояния от Северной Атлантики, наши знания весьма неодинаковы (нельзя сказать, что наши знания районов, прилегающих к Северной Атлантике, достаточно точны).

В заключение следует отметить, что наличие пробелов в ископаемой летописи представляет собой неизбежность для концепции органической эволюции, если мы согласны с тем, что «летопись» жизни охарактеризована организмами, имеющими самые разные скорости эволюции, тесно связанные с величиной популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой, площадью распределения и миром, в котором шансы для сохранения организмов в ископаемом состоянии всегда были невелики.

В настоящее время встречаются живые примеры тех форм, которые должны были присутствовать в «пробелах в летописи» (небольшие популяции, небольшие шансы сохранения в виде ископаемых и т. д.). Примерами таких организмов являются *Sphenodon*, *Latimeria* и *Neopilina*. Отсутствие каких-либо данных об ископаемых остатках *Neopilina* и ее предков, а также *Sphenodon* и *Latimeria* в интервале от среднего девона до настоящего времени подчеркивает правомочность предположения о «скрытой» эволюции в те отрезки времени, которые соответствуют пробелам в ископаемой летописи известных организмов. Мы еще не знаем, можно ли распространить этот вывод на животных докембрия, так как там могли действовать и какие-то другие механизмы.

Все ли мелкие популяции должны быстро эволюционировать? Биологи представили свидетельства, указывающие, что в большинстве случаев эволюция идет наиболее быстро в условиях небольших популяций. Косвенным подтверждением этого являются данные об ископаемых. Однако следует ли из этого, что все мелкие популяции обязательно должны эволюционировать быстро? Существуют определенные ситуации, для которых легко сделать вывод о сравнительно небольших размерах популяции и ничего нельзя сказать о сильных или быстрых эволюционных изменениях. Рис. 29 показывает, что некоторые таксоны эндемичных брахиопод действительно существовали в течение таких же продолжительных интервалов времени, как и некоторые из долгоживущих космополитных таксонов. Эта ситуация позволяет предполагать, что если эндемичные таксоны, о которых идет речь, действительно принадлежали к более мелким популяциям, чем соответствующие космополитные таксоны, то вполне возможно, что какой-то небольшой процент эндемичных таксонов эволюционировал медленно, несмотря на то что основная масса имела очень высокую скорость эволюции. Конечно, возможно, что такие случаи медленно эволюционировавших эндемичных таксонов могут в действительности быть связаны с различиями в плотности популяций, что сводит на нет значение площади. Не исключено, что эндемичные таксоны, которые, как считают, эволюционировали медленно, на самом деле просто были плохо проанализированы таксономически и в действительности представляют более чем один таксон и эволюционировали быстро. Однако

рассмотрение имеющихся «живых ископаемых», а также вероятность того, что некоторые высокоэндемичные таксоны (часть которых также является «живыми ископаемыми») действительно существуют в течение больших интервалов времени относительно неизменившимися (брадителические формы по Симпсону [348]), указывают, что (хотя размер популяции вполне в общем может объяснить проблему скорости эволюционного процесса и считается здесь первоочередным регулятором) должны существовать другие второстепенные факторы, играющие очень важную роль в регулировании скорости эволюции.

Ван Вален [363], пользуясь несколькими вторичными источниками информаций, включая и «Руководство по палеонтологии беспозвоночных», суммировал данные о продолжительности жизни (кривые выживаемости) для многих групп животных и растений. Ван Вален заключил, что большинство таксонов имеет сравнительно короткую продолжительность существования, меньшее количество их имеет среднюю продолжительность и несколько таксонов имеет большую длительность существования (к такому же выводу значительно раньше пришел Симпсон [348]). Этот вывод подтверждается данными по выживаемости брахиопод в силуре — девоне (рис. 29). Однако анализ данных по брахиоподам силура — девона показывает, что основная масса таксонов, имеющих длительное время существования,— это космополиты, а таксоны с коротким периодом существования в основной массе являются эндемиками. Рассмотрение сводки Ван Валена показывает, что такая же интерпретация может быть применена к его данным. Например, в общем меньшая продолжительность жизни позвоночных, особенно млекопитающих, а также двустворчатых моллюсков-рудистов в противоположность основной массе двустворчатых моллюсков, обитающих в условиях ровного дна, хорошо коррелируется с эндемичными группами, характеризующимися меньшей продолжительностью жизни по сравнению с космополитами. Очень незначительное число эндемичных типов с большой продолжительностью жизни ставит, однако, особые вопросы, на которые очень трудно ответить. Возможно, гипотезу Ван Валена можно использовать как объяснение для небольших групп эндемичных долгожителей (хотя ее нельзя применить в качестве первоочередного регулятора для основной массы таксонов-долгожителей). Иначе говоря, скорость эволюции очень хорошо коррелируется с размерами популяций для подавляющего большинства организмов, но остается еще небольшая часть их, к которой это объяснение не может быть применено. Теперь нам важно сконцентрировать усилия для того, чтобы лучше понять те факторы, которые влияют на продолжительность жизни этой небольшой части организмов.

Кривые выживаемости Ван Валена [363], вероятно, наиболее точно отражают реальную картину для таксонов со сравнительно небольшой и средней продолжительностью жизни. Однако для таксонов-долгожителей, которых относительно немного как по абсолютному числу, так и в процентном отношении, положение усложняется наличием в геологическом разрезе интервалов сильного вымирания. Основные интервалы вымирания (пермо-триас, конец мела, рэт, конец франа, конец ашгилла и т. д.) не сильно влияют на статистику таксонов с небольшой и средней длительностью существования. Что же касается таксонов с большой продолжительностью существования, то здесь дело обстоит совсем иначе. Кроме того, подход Ван Валена предполагает, что увеличение и уменьшение периодов провинциализма, изменения условий трансгрессий — регрессий, изменения количества рифов (или их фактическое отсутствие), изменения пищевых ресурсов и т. д., которые должны существенно повлиять на скорости кладогенетической и филетической эволюции (особенно заметной на уровне вида и рода и менее заметной на более высоких уровнях), не влияют на скорости эволюции (и вымирания) с точки зрения статистики. Получается, что Ван Вален суммирует общие

направления, которые, вероятно, маскируют ряд более ранних изменений скорости, а также силы, которые могли значительно изменить абсолютную продолжительность существования отдельных таксонов.

Таким образом, Ван Вален пришел к выводу, что на скорость эволюции и вымирания не влияют широкие колебания давления отбора или по крайней мере что изменения давления отбора воздействуют на каждую группу организмов одинаково. Ван Вален также считает, что разные группы организмов имеют свои собственные скорости вымирания.

При интерпретации кривых выживания Ван Валена [363] необходимо учитывать процентное соотношение редких и эндемичных таксонов с космополитными и многочисленными таксонами. Временны́е интервалы с высокой степенью космополитизма (сравните лландовери с венлоком — эйфелем, табл. 3), которые в фанерозое менее обычны, чем интервалы умеренного и высокого провинциализма, характеризуются более высоким процентом космополитных медленно эволюционировавших таксонов по сравнению с редкими или эндемичными, преимущественно быстро эволюционировавшими таксонами. Поэтому кривые выжимаемости для периода космополитизма, вычерченные в логарифмическом масштабе, как это делал Ван Вален, будут сильно отклоняться от линейности. В периоды умеренного и сильного провинциализма число быстро эволюционирующих таксонов будет намного превышать число медленно эволюционирующих таксонов. В период расцвета как космополитизма, так и провинциализма количество очень медленно эволюционирующих таксонов (брадителических) будет невелико. Так как периоды космополитизма в фанерозое немногочисленны, то линейные отрезки кривых Ван Валена в большей степени отражают это обстоятельство. Иначе говоря, если сложить вместе ограниченное число нормальных распределений и большое число экспонентных распределений, то результирующая кривая будет иметь экспонентную форму. Дополнительным компонентом, который значительно увеличивает процент таксонов с короткой продолжительностью жизни, является тот факт, что в периоды сильного провинциализма имеется гораздо больше таксонов (большинство которых с малой продолжительностью жизни!), чем в периоды высокой степени космополитизма (многие из них с большой длительностью существования!). При определении средней продолжительности существования родов, принадлежащих к какому-либо фанерозойскому таксону, происходит «подтасовка» в пользу очень многочисленных непродолжительно живших родов. До тех пор пока не станут анализироваться кривые выживания для компонентов второго и более низких порядков, не будет очевидно, что в целом фанерозойская летопись не характеризуется экспонентной кривой.

II. ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Глава 5

Сообщества силура — девона и биогеографическая история

Поздний ордовик, ашгилл

Шихан [228] вполне логично поставил вопрос о том, имела ли место перестройка ассоциаций сообществ и их содержания до силура. Кульминации вымирания в позднем ордовике, позднем ашгилле или в самом раннем лландовери, о которых мы уже говорили, еще больше подчеркивают важность поставленного Шиханом вопроса. Мне не пришлось детально изучать ашгиллские сообщества, однако у меня сложилось такое общее впечатление: фауна раннего лландовери большей частью состоит из таксонов, живших еще в ашгилле [33]. Что касается брахиопод, то основная масса таксонов, продолжавших существовать в раннем лландовери, по-видимому, близко родственна на уровне вида таксонам ашгилла царства Старого Света на территории от Европы до Центральной Азии. Ашгиллские ассоциации царства Старого Света встречаются в сообществах, имеющих много общего с сообществами самого раннего лландовери. Например, ашгиллские сообщества виргианид (*Holorhynchus* и *Eoconchidium*) ничем не отличаются от сообществ виргианид лландовери (*Virgiana* и *Platymerella*), так как они относятся к одной и той же группе сообществ. Сообщество *Dicaelosia* — *Skenidioides* ашгилла [211] незначительно отличается от того же сообщества в лландовери. Отличие состоит в отсутствии в силурийском сообществе (следствие вымирания) типичных для ордовика родов, таких, как *Christiania* и *Anoptambonites*. По общему признанию, характерное для лландовери сообщество *Cryptothyrella* в ашгилле не было обнаружено. Однако ашгиллские фауны царства Старого Света трудно отличить от раннелландоверийских фаун Северного силурийского царства при отсутствии «ключевых» родов, таких, как *Stricklandia*, что лишь подчеркивает сходство этих сообществ. С точки зрения изучения сообществ не случайно, что определение возраста таких стратиграфических единиц, как формация Эллис-Бей на острове Антикости, провинция Квебек, затруднено, ибо ашгиллская фауна царства Старого Света имеет много общего с раннелландоверийской фауной Северного силурийского царства.

Сообщества силура — девона

Силур. *Северное силурийское царство, позднесилурийские Северо-Атлантическая и Урало-Кордильерская области.* Сообщества малоподвижных вод. Обитающие в малоподвижных водах силурийские бентосные сообщества с большим таксономическим разнообразием (10—20 видов брахиопод) были выделены (рис. 3—5) прежде всего благодаря частой встречаемости большей частью мелких раковин с сочлененными створками (в основном брахиопод), ассоциирующихся с тонкозернистой мергелистой вмещающей породой. Изредка эти раковины находятся в прижизненном положении. Присутствие таких брахиопод характерно для формации Генрихаус, глинистых сланцев Рочестер, мергелей Слайт-Марлс, мергеля Малд, известняка Лаурел, маргелей группы Хемс, мергелей групп Верхняя и Нижняя Висби,

глинистых сланцев Элтон и Венлок (например, слои Билдуоз), глинистых сланцев Уолдрон и известняка Венлок (только фации ровного дна). Все эти единицы можно отнести к одному из таксономически разнообразных сообществ малоподвижных вод, показанных на рис. 4; они включают множество более мелких фаунистических подразделений, которые в конечном счете можно называть единицами сообществ определенного типа.

Обитающее на литорали сообщество *Salopina* (рис. 4) имеет много одинаковых таксонов с сублиторальным сообществом *Striispirifer*, несмотря на то что оно встречается ближе к побережью. Благодаря этому сообщество *Salopina* относят с малоподвижным водам. Створки раковин сообщества *Salopina* обычно разъединены и могут встречаться в песчаной вмещающей породе в отличие от раковин сообщества *Striispirifer*; но эта ситуация кажется вполне обоснованной благодаря тому, что в литоральной зоне имеется больше шансов попасть посмертно под действием подвижных вод в бентосный комплекс 2.

Конечно, обстановки подвижных и малоподвижных вод должны иметь место на скалистых грунтах, в районах распространения рифов и в районах крайне повышенной солености воды, хотя основная масса фаций малоподвижных вод, о которых идет речь в этой книге, встречается в районах нормальной солености с дном из тонкозернистого осадка. В конечном счете можно привлечь концепцию климакса, согласно которой первые раковины, попавшие на тонкозернистый грунт, образуют субстрат, подходящий для поселяющихся здесь позднее раковин, не способных выжить на тонкозернистом осадке.

Градиент возрастания таксономического разнообразия от сообщества *Salopina* до сообщества *Dicaelosia* — *Skenidioides* (рис. 4), а затем к эквивалентам внутри нерасчлененных сообществ бентосного комплекса 5 очевиден. Со временем было бы весьма удобно составить схему распределения многих таксонов в пределах этих сообществ малоподвижных вод. Уоткинс и Буко [259] привели таблицу, показывающую распространение родов в бентосных комплексах отложений верхнего лландовери в Уэльском бордерленде. Например, *Salopina* ограничена бентосным комплексом 2, а ассоциирующая с ней *Howellella*, несомненно, распространяется в сообщество *Dicaelosia* — *Skenidioides*, т. е. в бентосный комплекс 4. *Dicaelosia* и *Skenidioides* встречаются в бентосных комплексах 4 и 5 в условиях малоподвижных вод. *Clorinda* не встречается в больших количествах выше комплекса 5. Сведения, приведенные в гл. 6, часть II, дают картину примерного распространения бентосных комплексов, о которых мы говорили выше.

Второй тип бентосных морских сообществ малоподвижных вод (рис. 3 и 4) представлен сообществами *Protathyris*, *Didymothyris*, *Atrypella*, *Gracianella*, *Dayia* и *Dubaria*. Эти широко распространенные малоразнообразные однородовые сообщества очень обильных спиралеpopulations носителей обычно встречаются в виде сочлененных раковин в глинистой вмещающей породе. Сообщество *Atrypella* наблюдалось в прижизненном положении [232]. У этих сообществ обычно можно наблюдать распределение по частоте размеров: они богаты мелкими особями и включают небольшое число крупных особей, что еще более подчеркивает их обитание в малоподвижных водах. Несомненно, должен быть какой-то экологический фактор (или факторы), тесно связанный с малоподвижными водами, который мог бы объяснить незначительное таксономическое разнообразие таких сообществ, но в настоящее время мы еще не знаем его. Рассматриваемые сообщества относят к бентосным комплексам, несмотря на отсутствие «ключевых» родов; то же самое отмечалось выше для сообщества *Striispirifer*, которое также не имеет «ключевых» родов.

Один из возможных факторов [34] — это обстановка, в которой усиленный рост морских растений действовал так, что исключал большинство

таксонов брахиопод, кроме нескольких форм, способных самостоятельно прикрепляться к растениям (современная *Terebratulina septentrionalis* прикрепляется к *Zostera*). Значение водорослей, прикрепляющихся ко дну в условиях малоподвижных вод, нам неизвестно.

Пейн [203] описывает современные примеры, относящиеся к зоне литорали, где плотные заросли водорослей исключают наличие бентических организмов (удаление этих водорослей способствовало тому, что освободившуюся площадь быстро заняли бентические раковины). Организмы, которые живут, прикрепившись к таким водорослям, после смерти, вероятно, могли бы образовать скопление беспорядочно ориентированных сочлененных раковин. Раковины, обитающие на дне под такими водорослями, после гибели могут образовать скопления, у которых макушки раковин обращены вниз. Смит [232] описывает примеры малоразнообразного сообщества *Atrypella*, обитавшего в малоподвижных водах, с макушками раковин, обращенными вниз в тех образцах, где сохраняется высокое процентное отношение сочлененных раковин. Вполне возможно, что некоторая пятнистость в распределении сообществ является результатом неоднородного распространения водорослей, что обусловило появление малоразнообразных сообществ или отсутствие раковин. Ясно также, что густые заросли водорослей оказывают ограничивающее воздействие и способствуют уменьшению разнообразия фауны бентосного комплекса. Однако подобное объяснение касается только освещенной зоны.

Сообщества ископаемых следов силура, по-видимому, во всех отношениях согласуются с данными, приведенными Зейлахером [226]. Например, Грейнер [111] указывает на присутствие в северной части провинции Нью-Брансуик сообщества брахиопод *Costistricklandia*, ассоциирующегося с сообществом *Zoophycos*, т. е. в положении бентосного комплекса 4 предполагается присутствие *Zoophycos*.

Сообщества подвижных вод. Обитающие в подвижных водах морские бентические сообщества (рис. 3—5) относятся в основном к комплексам 3 и 4. Отсутствие их в комплексе 5, возможно, объясняется тем, что для него характерна глубина несколько ниже зоны подвижных вод. То, что мы не можем установить присутствие сообществ подвижных вод в комплексе 2, вероятно, зависит от нашей неспособности в настоящее время расшифровать значение сообществ *Eocoelia* и *Cryptothyrella* (рис. 3 и 4). Некоторые сообщества подвижных вод содержат пентамероидные, имеющие тяжелые раковины, другие — тримереллоидные, также имеющие тяжелые раковины и незначительное таксономическое разнообразие. Многие сообщества подвижных вод из бентосного комплекса 3 встречаются как вблизи рифов, так и совершенно вне связи с ними.

Иллюстрации Циглера и др. [272], реконструирующие «сообщества» *Eocoelia*, *Pentamerus* и *Stricklandia*, в прижизненном положении находятся в противоречии с концепцией малоподвижных и подвижных вод, о которой говорилось выше (на них показаны как живущие вместе роды, которые, по моим соображениям, не жили вместе). Однако следует напомнить, что эти реконструкции основаны почти исключительно на материале из Уэльского бордерленда, где, как я указывал раньше [38], крутые наклоны дна и незначительные расстояния между границами сообществ способствуют большему смешению соседствующих сообществ, чем это наблюдается в районах с небольшим наклоном дна, а также возможно неоднородному первоначальному распределению. Важно отметить несоответствие между реконструированными Циглером и др. [272] «сообществами» *Pentamerus* и *Stricklandia* и фотографиями Циглера и др. [271], на которых показаны действительные сообщества *Pentamerus* и *Stricklandia* в прижизненном положении.

Реконструированные Циглером и др. [272] сообщества представляют собой смешения таксонов, которые не жили вместе в одном биотопе (например, мы не имеем экземпляров *Pentamerus* или *Stricklandia* в прижизненном положении, которые бы ассоциировались с многочисленными раковинами других родов), хотя вполне возможно, что они были членами соседних или последующих сообществ (рис. 15).

Сообщества, обитающие на скалистых грунтах (на твердых субстратах). Для лландоверийской фауны, физические свойства которой дают основание предполагать, что она обитала как на скалистом, так и на ровном дне, Рубель [216] ввел термин сообщество *Linoporella* (рис. 3).

Сообщества эвриптерид. В силуре сообщество хагмиллерид — стилонурид, выделенное Киельсвиг-Верингом [148] и Кастером и Киельсвиг-Верингом [74] было распространено ближе к суше от бентосного комплекса 1. Это сообщество (специфические роды эвриптерид) обитало в солоноватых водах, а не в неморской обстановке. Несмотря на присутствие акритарх — обитателей солоноватых вод (преимущественно сфероморфит), по отсутствию замковых и беззамковых брахиопод, трилобитов, кораллов, иглокожих и других морских организмов можно заключить, что это сообщество не характерно для фации открытого моря. Оно широко развито в силурийской части даунтонской серии Англии, в венлок-лудловской части даунтонской серии Осло, в формации Шавангунк восточной части штата Нью-Йорк, в формации Уилс-Крик штата Западная Виргиния (это местонахождение расположено вблизи границы с фауной бентосного комплекса 1) и недавно было обнаружено в позднесилурийских отложениях Боливии [149]. Так же далеко в сторону суши, как и это сообщество эвриптерид (а в сторону моря по меньшей мере до бентосного комплекса 3), распространялись циатаспидные и анаспидные позвоночные.

Выделенное Киельсвиг-Верингом [148] в плитчатом известняке сообщество эвриптерид (рис. 4 и 5) скорее всего обитало в малоподвижных водах крайне высокой солености (в Северной Америке местонахождения ассоциируются с эвапоритами). Это сообщество встречается на глубинах, на которых обитают бентосные комплексы 1, 2 и, возможно, 3. Важные местонахождения известны в штате Нью-Йорк и провинции Онтарио (группа Берти), в Эстонии (горизонты Роотсикюла и Паадла) и в Подолии (Устьевский горизонт).

Сообщество карсиносомид — птериготид, выделенное Киельсвиг-Верингом [148], встречается в обычных морских сообществах ровного дна бентосных комплексов 1—3 вместе с обычными бентическими морскими раковинами и планктоном. Поэтому, несмотря на то что Киельсвиг-Веринг считает это последнее сообщество одной из трех главных ассоциаций эвриптерид в силуре, оно не используется в качестве отдельной единицы при крупномасштабном картировании. Сообщество карсиносомид — птериготид, встречающееся вместе с бентосом, принадлежащим к разным сообществам, возможно, является представителем хищников высокого трофического уровня, ассоциирующихся или даже взаимодействующих с разными бентосными сообществами таким же образом, как это обычно наблюдается в современных морских условиях у нектонных хищников (некоторые цефалоподы и рыбы).

Мальвинокаффрское царство. Сообщества Мальвинокаффрского царства в силуре изучены очень слабо. Сообщества *Clarkeia*, *Heterorthella* и *Amosina* (рис. 6) встречаются примерно в положении бентосного комплекса 2. Отсутствие монограптид в сообществах *Clarkeia* и *Amosina* характерно для большинства местонахождений комплекса 2. Сообщество *Australina* (рис. 6) таксономически более разнообразно, чем сообщества *Clarkeia*, *Harringtonina* или *Amosina*. Присутствие монограптид, перемежающихся с сообществом *Australina*, соответствует положению комплексов 2—3 («*Eoco-*

elia» paraguayensis — возможная раннелландоверийская предшественница *Harringtonina* — встречается вместе с климакограптидами). Общее ограниченное разнообразие (никогда не достигающее десяти таксонов брахиопод, а обычно 1, 2 или 3 таксона) раковинных фаун Мальвинокаффрского царства, возможно, также связано с условиями холодных вод, что в свою очередь может быть причиной отсутствия рифов и вообще известняков [19]. Совсем недавно присутствие сообщества хагмиллерид — стилонурид было обнаружено в Боливии [149].

Монголо-Охотская область. Мы имеем весьма скудные сведения об экологии сообщества *Tuvaella* (рис. 4) в Монголо-Охотской области. Известно только его малое разнообразие (1—5 таксонов брахиопод) и вероятная принадлежность к бентосному комплексу 2.

Девон. *Раннедевонские донные сообщества Восточно-Американского царства.* Рис. 7 представляет собой попытку подразделить раннедевонские сообщества субпровинции Аппохимчи (ввиду недостатка информации мы не обсуждаем сообщества Амазонско-Колумбийской субпровинции Восточно-Американского царства, однако у нас нет доказательств, что они существенно отличаются от одновозрастных сообществ субпровинции Аппохимчи Северной Америки). Многие стратиграфические подразделения гельдерберга содержат фауны, относящиеся более чем к одному сообществу. К сожалению, в имеющемся у нас перечне фаун смешаны вместе члены разных сообществ, что затушевывает и излишне обобщает их действительные взаимоотношения. В бентосном комплексе 1 мы не видим никаких подразделений, за исключением, пожалуй, сообщества *Globithyris*, которое можно отнести к очень мелководной части комплекса 2 и (или) к глубоководной части комплекса 1. Оно является представителем весьма специфических условий неизвестного характера [34]. Присутствие *Salopina* в сообществах *Mutationella* I и *Chonostrophiella*, а также положение этих сообществ по отношению к другим сообществам указывает на то, что они относятся к бентосному комплексу 2. Сообщество *Globithyris* обитает в малоподвижных водах и характеризуется небольшим разнообразием. Сообщества *Mutationella* I и *Chonostrophiella* отличаются большим разнообразием и, вероятно, обитали в малоподвижных водах. Сообщество тентакулитид включает множество *Howellella* и *Tentaculites*. Отсутствие *Howellella* в бентосном комплексе 1 других районов земного шара указывает на то, что однообразное обитающее в малоподвижных водах сообщество тентакулитид лучше всего отнести к комплексу 2. По данным Андерсона [8], оно является представителем весьма специализированных условий и характеризуется относительно небольшим разнообразием. Сообщество *Hipparionyx* (по терминологии Буко и Джонсона [42] — сообщество Биг-Шелл) имеет умеренное разнообразие и считается обитавшим в подвижных водах, что установлено по наличию разъединенных створок и сравнительно крупных толстостенных раковин. Сообщество *Hipparionyx* также относят к комплексу 2 на основе палеогеографических данных: более глубоководные, удаленные от берега, и более мелководные, приближенные к берегу, единицы в том или ином районе примыкают друг к другу. По тем же причинам, а также по всем своим характеристикам сообщество гипидулинид сходно с тем же сообществом в силуре.

При рассмотрении глубоководных сообществ субпровинции Аппохимчи в раннем девоне (рис. 7) возникает ряд проблем. Когда элементы сообщества гипидулинид отделяют от сообщества *Cyrtina* (иногда они смешаны вместе), то тогда это сообщество представляет собой единицу с высоким разнообразием, промежуточную между сообществом *Tentaculites* комплекса 2 и глубоководным сообществом *Dicaelosia — Hedeina*, содержащим *Dicaelosia*. Сообщество *Cyrtina* считается обитателем малоподвижных вод. В сообществе *Dicaelosia — Hedeina*, вероятно, можно выделить несколько самостоятель-

ных единиц, но пока мы этого не делаем из-за недостатка информации. Здесь мы считаем его сообществом малоподвижных вод с большим таксономическим разнообразием. Включение во многих местах гипидулинид в списки фауны сообщества *Dicaelosia — Hedeina* может означать, что область распространения сообщества гипидулинид отчасти перекрывается с ним, а еще более вероятно, что это — следствие недостаточно тщательного отбора образцов. Сообщества *Beachia*, *Amphigenia* и *Costellirostra* с большим таксономическим разнообразием считаются обитателями малоподвижных вод. Мы не можем подразделить их в связи с бо́льшим интервалом глубин распространения их таксонов, чем это характерно для многих других сообществ. Мне не удалось заметить значительную таксономическую изоляцию в пределах площади распространения этих трех сообществ. Сообщества ископаемых следов *Taonurus* (*Zoophycos*) характеризуют малоподвижные воды (комплексы 3—5); отсутствие раковин говорит о существовании каких-то особых условий, о которых мы сейчас еще ничего не знаем (см. гл. 6 и работу Зейлахера [226]).

Сообщество *Beachia* (рис. 7) относят к комплексам 3—5 на основе геологических и экологических данных. Во-первых, орисканское сообщество *Beachia* в штате Мэн и сообщество *Dicaelosia — Hedeina* в подстилающих его известняках Бек-Понд переслаиваются с относительно «пустыми» глубоководными толщами флишевого типа формации Себумук [42].

Как теперь установлено, флишевые осадки силура по глубине в большинстве случаев соответствуют расположению комплексов 5—6 и даже более глубоким. Поэтому у нас нет основания относить флишевую фацию девона к мелководной. Во-вторых, частично совпадающая с ней по возрасту фауна сообщества *Dicaelosia — Hedeina* из известняков Бек-Понд, встречающаяся рядом с флишевыми фациями, обитала в пределах комплексов 4—5 (рис. 7). В-третьих, наличие толщ, включающих сообщество морских звезд, в соседстве с сообществом *Beachia* [46] на одной площади указывает на бо́льшую глубину, чем это характерно для сообщества *Beachia*. Сейчас у нас нет достаточных геологических и экологических данных, чтобы отнести сообщество *Beachia* полностью к комплексу 2. Если бы мы это сделали, то не смогли бы объяснить вытекающее отсюда отсутствие раковинных макроскопических окаменелостей в бентосных комплексах 3—5. Этот вопрос, вероятно, можно будет в дальнейшем решить с помощью таких обитавших на разных глубинах планктонных микроорганизмов, как конодонты и акритархи. С такой же проблемой мы стакиваемся при изучении сообщества *Australospirifer* в Мальвинокаффрском царстве (рис. 9), сообществ глубоководных моллюсков в районе Тасмании (рис. 10), а также «нормального» сообщества Рейнского комплекса сообществ (рис. 8), которое несколько оторвано от силура. Я прихожу к выводу, что древний силурийский род лептоцелид *Harringtonina* принадлежит сообществу, включенному в бентосные комплексы 2—3, на что указывают климакограптиды, ассоциирующиеся в Парагвае с «*Eocoelia*» *paraguayensis*. Однако время, прошедшее от интервала ранний лландовери — лудлов до жедина, несколько уменьшает уверенность в правильности экстраполяции данных о глубине обитания девонских лептоцелид (*Leptocoelia* субпровинции Аппохимчи; *Pacificocoelia* Восточно-Американского царства и еще нескольких областей за его пределами; *Australocoelia* Мальвинокаффрского царства). Как было установлено, *Leptocoelia*, характерная и многочисленная в сообществе *Beachia*, относится к комплексам 2—5; *Pacificocoelia* — к комплексам 3—5 и *Australocoelia* — к комплексам 2—5. Не столь близкородственный силурийский род *Eocoelia* (рис. 34,а), встречающийся в большом количестве в бентосном комплексе 2 (рис. 4), не имеет отношения к рассматриваемому вопросу.

При решении данной проблемы большую роль играет *Zoophycos*, так как эта ископаемая форма хорошо известна в силурийских бентосных комплек-

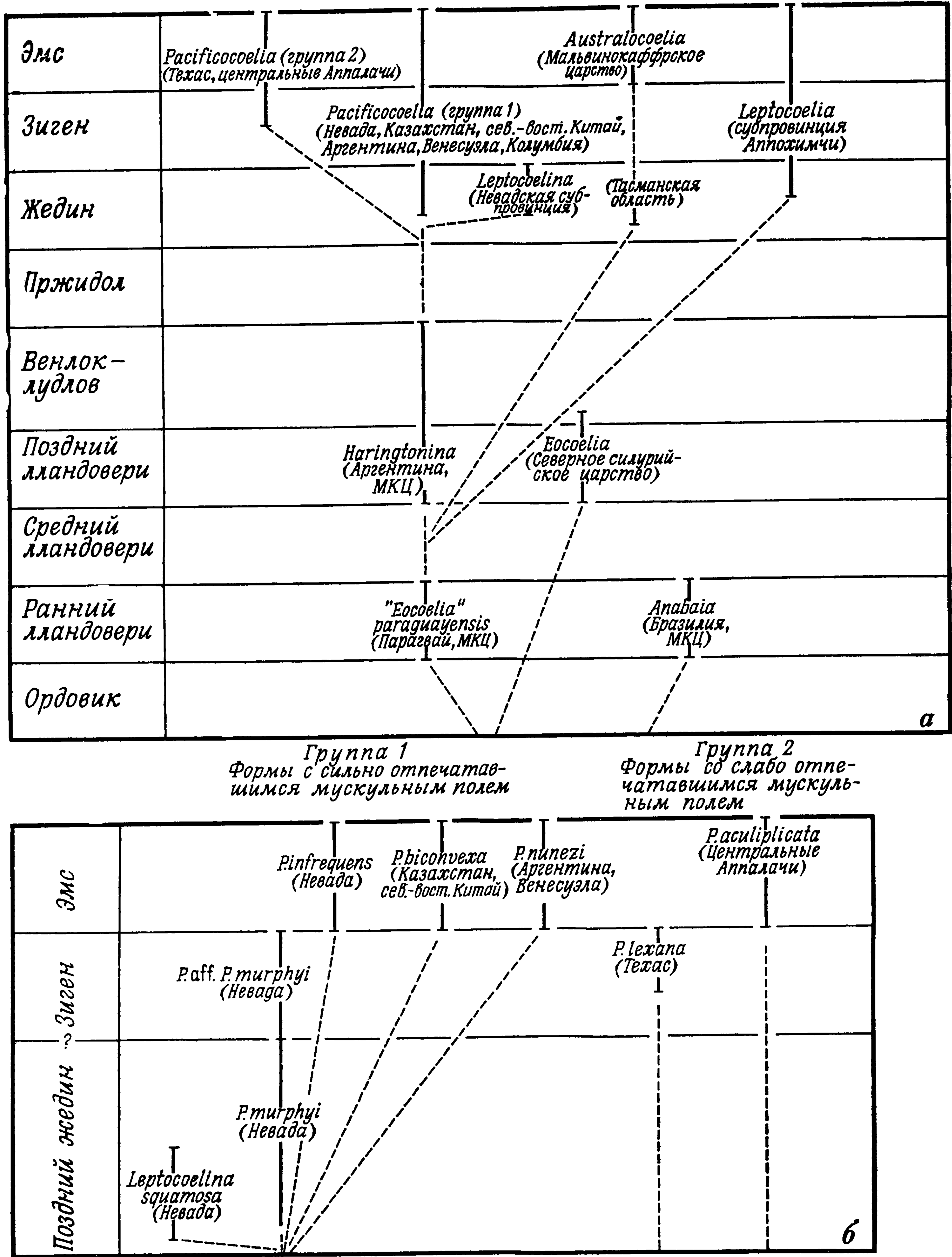


РИС. 34.

а — филогенетическое древо родов семейства Leptocoelidae (брахиоподы). Обратите внимание на гораздо большее число родов на единицу геологического времени в раннем девоне (в эту эпоху расцвета провинциализма ими заняты меньшие площади) по сравнению со всем силурийским периодом (*Eocoelia* весьма широко распространена в позднем лландовери — раннем венлоке и имеет большую скорость видообразования благодаря небольшим размерам скрещивающихся между собой популяций). Размеры площадей, занимаемых *Harringtonina* и *Anabaia*, еще не известны точно, но сравнительно небольшое число родов (3) в силуре явно контрастирует с числом родов только лишь в раннем девоне (5 основных групп на уровне рода и одна — еще не названная). При дальнейшем изучении может оказаться, что *Pacificocoelia* (группа 2) содержит по крайней мере два таксона на уровне рода. Следует обратить внимание на значительные пробелы в их распространении (во времени и пространстве), которые означают возможные пути миграции как во времени, так и в пространстве. МКЦ — Мальвинокаффрское царство. *б* — филогенетическое древо видов лептоцелид в раннем девоне. Сравните быстрое умножение видов в этот период расцвета провинциализма с поведением *Eocoelia* (рис. 34, *а*), в период расцвета космополитизма.

сах, более удаленных от побережья, чем комплекс 2 [11], что не позволяет ограничить область распространения девона. Отсюда я делаю вывод, что сообщества *Beachia* и *Amphigenia* относятся к бентосным комплексам 3—5.

Сообщество *Plicoplasia*, по-видимому, просто представляет собой весьма разнообразное таксономически сообщество малоподвижных вод, несколько более глубоководное продолжение сообщества *Hipparionyx*, характеризующегося более мелкими раковинами. Однообразное сообщество эвриптерид, входящее в бентосный комплекс 2 Мичиганского бассейна, обитало в малоподвижных водах крайне высокой солености.

Раннедевонские сообщества организмов ровного дна царства Старого Света. Рейнско-Чешская область. В раннедевонских породах субпровинции Аппохимчи корреляция фауны брахиопод с определенным типом пород отсутствует (например, с карбонатными в отличие от терригенных). Поэтому Буко и др. [41] пришли к выводу, что известную связь рейнских фаун с терригенными вмещающими породами и чешских фаун с карбонатными нельзя объяснить различиями литофаций (классическая герцинская проблема), но можно связывать с глубиной (чешские фауны битали в более глубоких водах дальше от побережья). Присутствие *Meganteris*, *Euryspirifer* и других рейнских родов позднего эмса в карбонатных породах Чехословакии, северной Испании и северной Африки доказывает, что фауны Рейнской области не полностью ограничены терригенными толщами [41]. Теперь мы пришли к выводу, что регулирующим фактором распределении рейнских и чешских фаун была не только глубина, но и распространение спокойных обстановок ровного дна, спокойных рифовых или связанных с рифами обстановок, оказывавших влияние на грунты с различными физическими свойствами, не связанными с минералогией (структура, сортировка).

Раннедевонские отложения Средиземноморской области (Пиренейский полуостров, район Стамбула, северная Африка) содержат как Рейнский, так и Чешский комплексы сообществ (рис. 8) [41]. Эти отчетливые комплексы скорее отражают разные условия окружающей среды, нежели наличие барьеров, препятствовавших распространению фауны и способствовавших провинциализму. Еще одним примером рейнской фауны, встречающейся как в известковых, так и в терригенных вмещающих породах, является сообщество *Quadrifarius*, обитающее в малоподвижных водах и относящееся к бентосному комплексу 2 (рис. 5). Оно известно частично в карбонатном Скальском горизонте Подолии, в терригенных толщах пржидола (формация Стонхаус Новой Шотландии, формация Пемброк южной части штата Мэн и провинции Нью-Брансуик) и жедина (Гре-де-Гдумон в районе Стейвлот в восточных Арденнах и Эйфеле). Сообщество *Quadrifarius*, как было установлено, обитало в малоподвижных водах (рис. 8).

Буко и др. [41] при изучении сложной и богатой фауны Рейнских Сланцевых гор и района Праги отнесли ее к «Рейнскому сообществу» и к «Чешскому сообществу». Буко [38] модифицировал эту терминологию, отнеся к «нормальному»[46] сообществу фауны Рейнского района, которые, как он полагал, встречаются в положениях, называемых здесь бентосными комплексами 3—5. Он понимал, что они включают более одного сообщества в общепринятом смысле. Он отмечал, что Чешское сообщество Буко и др. [41], вероятно, представляло собой комплекс рифовых и связанных с рифами фаун, но этому комплексу не был присвоен отдельный термин. Чтобы избежать путаницы, мы вводим здесь термины «Рейнский комплекс сообществ» и «Чешский комплекс сообществ».

В пределах Рейнско-Чешской области мы выделяем бентосные комплексы 1 и 2, представленные несколькими сообществами. Чтобы разобраться с ними, имеющихся у нас данных явно недостаточно. Возможно, организмы Рейнского комплекса сообществ, в нашем теперешнем понимании, приспо-

собились к илистому дну (глинистый и алевритовый материал) в противоположность организмам Чешского комплекса сообществ, приспособившихся к чистому дну, выстланному более крупнозернистыми осадками (материал песчаной размерности), но эта точка зрения остается сомнительной, и я теперь после изучения замковых брахиопод являюсь сторонником существования малоподвижных вод и ровного дна в противоположность рифам в малоподвижных водах или связанных с рифами обстановок. То, что некоторые места обитания Чешского комплекса сообществ имеют «рифовый» характер (например, в Злати-Кун вблизи Праги — Конепруский известняк), говорит об условиях малоподвижных вод, в которых не происходит посмертного разъединения створок раковин. Многие чешские фаунулы содержат высокий процент сочлененных раковин брахиопод в противоположность единообразно разъединенным створкам у большинства брахиопод Рейнского комплекса сообществ. На рис. 8 показаны предполагаемые взаимоотношения сообществ в пределах Рейнско-Чешской области в раннем девоне. Сообщество морских звезд бентосного комплекса 6 хорошо представлено (рис. 8) в известных сланцах Бунденбах в районе Хунсрюк, Рейнская область.

Фукс [101 и письменное сообщение, 1972] детально проанализировал данные по петрографии осадочных пород и по сообществам животных позднего зигена и раннего эмса в восточной части Эйфеля. Он пришел к выводу, что помимо влияния подвижных и малоподвижных вод мы должны также рассмотреть действие тонкозернистого детрита в отличие от грубозернистого, а также различных глубин. В выделенных им сообществах ему удалось показать присутствие ассоциаций пелеципод, а также брахиопод и других групп. Фукс [101] суммировал информацию о распределении сообществ по мере удаления от берега:

1) район распространения красноцветных толщ, содержащих многочисленные остатки растений, остатки позвоночных и редких мутатионеллинидных брахиопод (распространение в сторону побережья сообщества *Mutationella* II);

2) редкие красноцветные слои, фауна, характеризующаяся многочисленными мутатионеллинидными брахиоподами, остракодами, и остатки растений, а также некоторые пелециподы, соответствующие сообществу *Mutationella* II;

3) красноцветные слои отсутствуют; фауна включает хонетиды, *Trigonirhynchia* и *Subcuspidella*, а также тентакулитиды и пелециподы, которые соответствуют сообществу хонетид;

4) первое появление акроспириферид, многочисленные гомоланотиды, гастроподы, тентакулитиды, пелециподы и *Platyorthis*, а также хонетиды, *Trigonirhynchia* и *Rhenorensselaeria*, которые, возможно, соответствуют смешению сообществ *Rhenorensselaeria*, хонетид и сообществ, приуроченных к внутренней границе Рейнского комплекса;

5) максимальное обилие акроспириферид, хонетид, строфеодонтид и некоторых пелеципод, которые, вероятно, относятся к Рейнскому комплексу сообществ;

6) и наконец, фауна редких брахиопод, разных пелеципод и первых ортоцероидных, которые, вероятно, соответствуют сообществам внешней границы Рейнского комплекса.

Несомненно, работа Фукса является первой попыткой детального расчленения и изучения рейнских бентосных сообществ, ее продолжение будет способствовать лучшему пониманию реальных взаимоотношений. Сообщество *Tropidoleptus* здесь, вероятно, встречается в бентосном комплексе 2, как и в других местах (в Мальвинокаффрском и Восточно-Американском царствах).

Рейнско-Чешская область уникальна для нижнего девона из-за широкого распространения пелагического сообщества фации черных сланцев,

богатого граптолитами. Оно распространено от Тюрингии на севере до Алжира на юге. Такая ситуация показывает, что планктонные личинки раковинных форм могли пересекать огромные водные пространства, лишенные удобных грунтов, чем и объясняются многочисленные изолированные местонахождения, относящиеся к бентосным комплексам 1—5 в северной Африке и Европе, окруженные со всех сторон породами, содержащими пелагические сообщества.

Уральская область. Уральская область царства Старого Света характеризуется разделением сообщества раннего девона, подобным тому, которое установлено в Рейнско-Чешской области (оно должно быть аналогичным показанному на рис. 3). Карбонатные породы Карнийских Альп, Урала, разных частей Китая, советской Средней Азии и Алтайско-Саянской горной системы содержат фауны, которые заметно контрастируют с окружающими их одновозрастными фаунами терригенных и вулканогенных пород юго-восточного Казахстана и частично Алтая. Сходство с рейнско-чешскими комплексами сообществ особенно заметно на спириферидах. В обеих областях в терригенных породах встречаются формы с сильно развитыми складками, а формы со сравнительно гладкими раковинами многочисленны в карбонатных породах. Аммоноидеи и трилобиты обнаруживают аналогичное распределение. Эти особенности установлены при выделении Уральского комплекса сообществ и Джунгаро-Балхашского комплекса сообществ раннего девона единой Уральской области (рис. 2). Джунгаро-Балхашский комплекс сообществ оказывается эквивалентным Джунгаро-Балхашской провинции в том смысле, как ее понимают, например, Максимова и др. [167]. Ясно, что советские палеонтологи считают эту фауну самостоятельным биогеографическим подразделением, тогда как я считаю ее просто экологической единицей, относящейся к Уральской области, которая включает Уральский и Джунгаро-Балхашский комплексы сообществ. Внутри каждого из этих комплексов сообществ, сравнимых по определению и объему с Рейнским и Чешским комплексами сообществ, можно выделить многочисленные ассоциации окаменелостей, которые можно назвать сообществами в том смысле, как их понимают Берри и Буко [18, 20]. Например, внутри Уральского комплекса сообществ можно выделить сообщество *Karpinskia* (обитавшее в малоподвижных водах и характеризовавшееся небольшим таксономическим разнообразием), включающее многочисленные сочлененные раковины и мелкие особи. Так же, как в Рейнском и Чешском комплексах сообществ, в основе фаунистических различий комплексов Уральской области лежат условия малоподвижных вод ровного дна с одной стороны и условия малоподвижных вод и рифов — с другой. Брахиоподы Уральского комплекса сообществ обычно представлены сочлененными раковинами в отличие от Джунгаро-Балхашского комплекса сообществ, в котором створки брахиопод почти всегда разобщены.

Наблюдающаяся местами ассоциация как Чешского, так и Уральского комплексов сообществ с рифами свидетельствует об относительно мелководных условиях, т. е. причиной их различий с Рейнским и Джунгаро-Балхашским комплексами сообществ, вероятно, является не глубина. Джунгаро-Балхашский комплекс сообществ содержит некоторые таксоны, отличающие его от Восточно-Американского царства, но в конце концов, несомненно, будет описан большой процент провинциальных таксонов (это утверждение основано на результатах просмотра мною обширных коллекций).

Тасманская область. Данные о бентосных сообществах ровного дна, относящихся к Тасманской области (рис. 10), все еще очень предварительные. Ранее я предполагал [38], что раннедевонское тасманское сообщество *Notoconchidium* относится к бентосному комплексу 2. Наличие разъединенных створок брахиопод в большинстве коллекций, собранных из

хорошо отсортированных песчаников (например, кварцитов Флоренс с редкими гальками), говорит о том, что эти большие скопления *Notoconchidium* образовались под действием турбулентных потоков.

Наличие аналогичных скоплений в Новой Зеландии указывает на то, что подобная фациальная приуроченность этих брахиопод была не случайной. «Нормальное» сообщество Буко [38] подразделяется на четыре сообщества (рис. 10). Первое, названное сообществом *Spinella — Buchanathyris*, характеризуется фауной небольшого таксономического разнообразия, встречается обычно в тонкозернистом осадке, большей частью в виде разобщенных створок. Благодаря преобладанию несочлененных раковин это первое сообщество относят к бентосному комплексу 2. Второе, именуемое сообществом *Quadrithyris*, характеризуется гораздо большим разнообразием и обычно включает многочисленные сочлененные раковины, что согласуется с их обитанием в малоподвижной воде. Третье — сообщество *Maoristrophia* (однако оно не включает *Maoristrophia*, встречающуюся в слоях Рифтон в Новозеландской области) характеризуется большим таксономическим разнообразием. Для четвертого, названного сообществом *Notanoplia*, характерно незначительное разнообразие. Сообщество *Notanoplia* обычно встречается в тонкозернистых илах; раковины, как правило, сочлененные, палеогеографическое положение — мористее, чем сообщество *Maoristrophia*, т. е. сообщество *Notanoplia*, вероятно, является представителем более глубоких, малоподвижных вод. По данным Севиджа [221 и устное сообщение 1972 г.], сообщество *Notanoplia* в нижней части глинистых сланцев Марадана сменяется сообществом *Maoristrophia* в верхней части глинистых сланцев Марадана, выше которого находится сообщество *Quadrithyris* — в нижнем известняке формации Мандажери-Парк, который перекрывается, возможно, мелководным или даже вовсе не морским крупнозернистым косослоистым песчаником верхней части формации Мэндейжери-Парк, не содержащим органических остатков (сообщество *Notoconchidium* отсутствует). Все это согласуется с изложенными выше представлениями об уменьшении глубины бассейна со временем в условиях обстановки малоподвижных вод. Присутствие *Skenidioides* и *Dicaelosia* в сообществе *Maoristrophia* согласуется с его принадлежностью к бентосному комплексу 4—5, равно как и отсутствие этих родов в сообществе *Quadrithyris*. В пользу этого положения говорит и присутствие переслаивающихся сообществ морских звезд и *Maoristrophia* в районе Клонбинан, штат Виктория [Тэлент, письменное сообщение, 1973 г.]. Для более глубоких частей этой области характерно присутствие граптолитов (пелагическое сообщество), а также сообщества морских звезд, относящегося к бентосному комплексу 6.

Новозеландская область. Новозеландская область выделяется на основе ископаемых из сложной в структурном отношении группы Рифтон. Несколько коллекций было собрано из структурно изолированных обнажений, а также из блоков, находившихся не в коренном залегании. Изучение окаменелостей позволяет разделить на сообщества непохожие фауны. Особенности раковин и литология вмещающих пород, а также информация о «поведении» аналогичных раковин в других биогеографических подразделениях дают возможность сделать некоторые выводы как об особенностях развития организмов, так и об условиях осадконакопления. Сообщество *Mutationella* III представлено многочисленными сочлененными раковинами *Pleurothyrella*, которые в известняке ассоциируются, однако, с четырехлучевыми кораллами. Ассоциация *Pleurothyrella* с кораллами значительно отличается от *Pleurothyrella*, встречающейся в Мальвинокаффрском царстве. Многочисленные разрозненные створки *Pleurothyrella* находят также в крупнозернистом кварците, где они ассоциируются с гораздо меньшим количеством несочлененных створок *Howellella* и «*Cryptonella*» в посмертном скоплении, явно перенесенных сюда из каких-то других мест. *Pleurothy-*

rella Новозеландской области встречается в сообществе *Mutationella* III, но в несколько иных условиях, благоприятных для четырехлучевых кораллов. Присутствие разрозненных створок *Pleurothyrella* в крупнозернистом песке согласуется с принадлежностью их к мелководному бентосному комплексу 2. Разнообразная фауна брахиопод, характерная для других коллекций из группы Рифтон, имеет отнюдь не случайное распределение. Однако, ввиду того что количество изученных образцов все же слишком мало, чтобы можно было разделить эти коллекции на определенные сообщества, мы пока отнесли их все к Рифтонскому комплексу сообществ малоподвижных вод и ровного дна. Многочисленные крупные спирифериды, хонетиды, далманеллиды, строфеодонтиды, теребратулоидные и ринхонеллиды образуют очень разнообразное скопление, встречающееся в основном в илах.

Распределение сообществ раннедевонских брахиопод в штате Невада: Невадская субпровинция Восточно-Американского царства и ассоциирующего с ним царства Старого Света. Информация Джонсона [130] по брахиоподам раннего девона в центральной Неваде позволяет сделать некоторые предположения о распределении сообществ. Следует признать, что для тех ископаемых зон, для которых коллекции собирались на большой площади (в противоположность зонам, охарактеризованным коллекциями с ограниченной площади), существует вероятность, что смешанные перечни фауны ископаемых зон (все местонахождения объединяются вместе) содержат элементы, присутствующие более чем в одном сообществе, и элементы, ограниченные только определенными сообществами, причем сами эти перечни фауны не говорят абсолютно ничего об экологических взаимоотношениях [47]. Кроме того, в табл. 4 перечислено более 30 родов из зон *Quadrithyris* и *Eurekaspirifer pinyonensis*, а это дает веские основания считать, что тут присутствуют таксоны, относящиеся более чем к одному сообществу (в силуре — девоне разные сообщества брахиопод редко содержат более 20 родов). Фауны зон от *Quadrithyris* до *Eurekaspirifer pinyonensis* (табл. 4, составленная по данным Джонсона [130]) в общем сходны. Чередование фаун, представляющих разные биогеографические единицы (недифференцированное царство Старого Света, Невадская субпровинция Восточно-Американского царства, Кордильерская область царства Старого Света, рис. 25) делают определение сообществ менее надежным, чем хотелось бы, но общее сходство позволяет высказать некоторые суждения. Общий характер фауны зоны *Quadrithyris* аналогичен сообществу *Quadrithyris* в понимании Севиджа [219, 220, 221, 222] и гл. 6, часть II) (см. рис. 7, 10), а также близок сообществу *Cyrtina* бентосного комплекса 3 субпровинции Аппохимчи, несмотря на большие таксономические различия в их фаунах, вызванные биогеографией. Вполне возможно, что гипидулиниды зоны *Quadrithyris* произошли от соседнего сообщества гипидулинид бентосного комплекса 3. Фауна *Dubaria* относится к сообществу малоподвижных вод *Dubaria*. Механическое смешение и перемещение раковин, возможно, привели к слиянию, по крайней мере нескольких сообществ, но некоторые фауны зоны *Quadrithyris* обнаруживают параллелизм с сообществом *Cyrtina* (ср. табл. 4 и гл. 6, часть II), а также сообществами *Dubaria* и, возможно, *Gypidula* и отнесены к сообществу *Quadrithyris* Севиджа.

Фауны зоны *Spinoplasia* представляет собой обобщенную фауну «Гельдерберг», напоминающую сообщество *Cyrtina*. Она во многом сходна с сообществом *Plicoplasia*. Во всяком случае, ее корреляция с бентосным комплексом 3 кажется вполне оправданной. Большие коллекции из этой зоны были собраны из местонахождений, в которых створки раковин разобщены и испытали сортировку. Вполне возможно, что зона *Spinoplasia* включает более чем одно сообщество. Явное отсутствие дицелозид в этом сообществе и в предшествующей зоне *Quadrithyris* дает основание предполагать, что основная масса его форм, описанных до настоящего времени, обитала в более мелководных условиях, чем бентосный комплекс 4.

Таблица 4

Распространение родов брахиопод в выделенных Джонсоном (1970) зонах *Quadrithyris (Q,) Spinoplasia (S), Trematospira (T), «Spirifer» kobehana (K)* и *Eurekaspirifer (P)*. Первые две зоны относятся к жедину, третья — к зигену, две последние — к эмсу. Данные заимствованы у Джонсона [130].

	Q	*S*	*T*	*K*	*P*
Acrospirifer		x	x	x	
Aesopomum	x				
Ambocoelia	x				x
«Anastrophia» = Crayina	x				
Ancillotoechia			x		
Anoplia		x	x	x	x
Astutorhynca					x
Atrypa	x	x		x	x
Atrypina	x				
Bifida					x
«Brachyprion»	x				
Brachyspirifer					x
«Camarotoechia»	x				
«Camerella» = Lianoella	?	x			
«Chonetes»				x	x
Coelospira	x	x	x	x	x
Cortezorthis					x
Corvinopugnax					x
Costispirifer			x		
Cymostrophia					x
Cyrtina	x	x	x	x	x
Cyrtinaella	x				
Dalejina	x	x	x	x	
Discomyorthis			x		
Dolerorthis	x				
Dubaria	x				
Dyticospirifer		*	x		
Elytha			x		
Elythina					x
Eurekaspirifer					x
Gypidula	x			x	x
Howellela	x	x			x
Hysterolites					x
Katunia				x	
«Leiorhynchus»					x
Leptaena	x	x	x	x	x
Leptaenisca	x	x			
«Leptocoelia» — Pacificocoelia		x	x	x	x
Leptocoelina		x			
Leptostrophia	x	x	x	x	x
Levenea	x	x	x	?	x
Lissatrypa	x				
Machaeraria	x				
McLearnites				x	x
Megakozlowskiella	x	x	x	x	
Megastrophia		x	x	x	x
Meristella		x	x	x	
Meristina	x				x
Mesodouvillina	x				
Metaplasia			x	x	
Muriferella					x
Mutationella?					x
Nucleospira	x	x	x		x
Orthostrophella		x			
Parachonetes				x	x
Pegmarhynchia		x			
Pholidostrophia		?	?	x	

Таблица 4 (продолжение)

	Q	S	T	K	P
Phragmostrophia				?	x
Pleiopleurina		x	x		
Plicoplasia		x			
Protocortezorthis	x				
Pseudoparazyga		x	x		
Quadrithyris	x				
Rensselaeria			*	x	
Rensselaerina?		x			
Reticulariopsis			x	cf	
Reticulariopsis?	x				
Rhipidomella					x
«*Salopina*»				x	
Schizophoria	x	x			x
«*Schuchertella*»	x	x	x	x	x
Sieberella	x	cf	x		
Spinatrypa	x				
Spinella					x
Spinoplasia		x			
Spinulicosta?					x
Spirigerina	x				
Stropheodonta		x	x	x	x
«*Strophochonetes*»		x	x		x
Strophonella	x	?	x	x	x
Toquimaella	x				
Trematospira		x	x		
Trigonirhynchia					x

* Исправление или изменение данных Джонсона.

Зона *Trematospira*, включающая две подзоны,— это еще одна единица Невадской субпровинции, которую нелегко подразделить. Здесь могут присутствовать элементы сообществ гипидулинид, хотя и перенесенные сюда из местонахождений, где происходило их развитие. Характер фауны имеет много общего как с сообществом *Plicoplasia*, так и с любым другим сообществом в субпровинции Аппохимчи. С такой интерпретацией согласуется отсутствие дицелозид и хонострофид, а также *Hipparionyx*, ренсселиринид и эвритиринид, т. е. многих родов, характерных для сообщества *Hipparionyx*. Зону *Trematospira* легче всего отнести к бентосному комплексу 3.

Несмотря на свой более провинциальный характер, фауны зон *Acrospirifer kobehana* и *Eurekaspirifer pinyonensis* в общем лучше всего коррелируются с сочетанием (в разных пропорциях) сообществ *Gypidula* и *Plicoplasia*, т. е. принадлежат к бентосному комплексу 3.

Под зоной *Quadrithyris* находятся дополнительные зоны жедина, в том числе зона *Gypidula pelagica* (сообщество гипидулинид) и залегающие между этими двумя зонами безымянные зоны, содержащие *Dicaelosia* и богатую раковинную фауну сообществ типа *Dicaelosia* — *Skenidioides* и *Dicaelosia* — *Hedeina*. Эти раковины таксономически сильно отличаются от раннедевонских форм субпровинции Аппохимчи, несмотря на то что они параллелизуются с бентосными комплексами 3 и 4, а возможно, и с несколько более глубоководными.

Заслуживает внимания очевидное отсутствие в зонах от *Quadrithyris* до *Eurekaspirifer pinyonensis* других единиц, кроме относящихся к бентосному комплексу 3 и более глубоководным, в центральной Неваде и в нескольких других местонахождениях, расположенных к юго-западу. Однако большинство коллекций было собрано на ограниченной площади, и лишь небольшое количество действительно богатых фауной местонахождений относятся

к зонам *Quadrithyris* и *Spinoplasia* и в меньшей степени *Trematospira* и *Acrospirifer kobehana*. Ввиду того что наиболее богатые местонахождения фаун обнаружены к западу от изученных ранее, можно предполагать, что они дадут нам больше информации о глубоководных сообществах. Интересен случай недавней находки сообщества нотаноплид в Карлине, Невада, в положении, соответствующем бентосному комплексу 6, удаленному к западу от всех типичных одновозрастных фаун брахиопод, обитавших в более мелководных условиях. Усиление доломитизации в восточном направлении усложняет ситуацию. Еще больше затруднений возникает в связи с наличием среднедевонского (зона до-*Leptathyris*) несогласия, сопровождающегося уничтожением раннедевонских отложений. (Это несогласие может быть результатом проявления на платформе метаморфизма, а возможно, и орогенеза, охвативших расположенный западнее Центральный метаморфический пояс гор Кламат. Несогласие предполагается также между формацией Кеннетт и ассоциирующимися с ней единицами позднего эйфеля и раннедевонскими отложениями в округе Сискию, Калифорния.)

Экологически интересным является разрез, изученный в Кол-Каньон на хребте Симпсон-Парк, штат Невада (откуда была получена большая часть коллекций окаменелостей зоны *Quadrithyris*, собранных Джонсоном [130]). Венлокская часть формации Робертс-Маунтинс принадлежит бентосному комплексу 5 или более глубоководным, о чем можно судить по сравнительно богатому скоплению граптолитов (о более глубоких местонахождениях таксономически богатых комплексов граптолитов см. рис. 16) и относительному отсутствию раковинных фаун по сравнению с разрезами этой же формации в Робертс-Маунтинс, богатыми раковинами, относящимися к бентосному комплексу 3 и, возможно, 4. Отсутствие раковин в лудловской и пржидолской частях формации в разрезе Кол-Каньон в отличие от богатых фаун, присутствующих в этой формации в Робертс-Маунтинс, также согласуется с положением пелагической зоны. Жединские породы, залегающие на силурийских в разрезе Кол-Каньон, состоят из отдельных линз известняка, содержащих преимущественно разобщенные створки раковин и отчасти их обломки. Наличие обломков раковин свидетельствует о их переносе из прилегающего, топографически выше расположенного источника и об окончательном отложении на участке граптолитовой пелагической зоны. Залегающая выше зона *Quadrithyris* состоит из граптолитовых слоев и единичного прослоя «брекчий», откуда были получены раковины сообщества *Quadrithyris* и некоторые фауны гипидулид. Наличие слоя брекчий полностью согласуется с концепцией о переносе раковин из топографически более высокого участка, где обитали особи из бентосного комплекса 3, к месту отложения осадков пелагической зоны. Обломки известняка в прослое брекчий весьма неоднородны литологически, некоторые из них сильно окатаны и в глыбах разной литологии присутствуют разные фаунулы, что свидетельствует о переносе фауны из разных, выше расположенных источников сноса. Присутствие в Кол-Каньоне [31] дакриоконаридных тентакулитид в слоях, непосредственно перекрывающих пласт брекчий в известняке Уиндмилл, согласуется с наличием остатков пелагического сообщества непосредственно над слоем брекчий, т. е. вместе с материалом брекчий, отлагавшимся в мелководных условиях, переносился и этот материал, который отлагался в более глубоких водах ниже по склону от места или мест его развития. Более молодая раннедевонская часть разреза Кол-Каньон становится более известковистой и соответствует уменьшению глубины. Зона *Spinoplasia* представлена очень редкими ископаемыми остатками, в основном лептоцелидным родом *Pacificocoelia* среди брахиопод, которые, вероятно, обитали именно там, где их теперь находят, а не были перенесены сюда из других мест. Лептоцелидные брахиоподы в девоне распространялись до значительно больших глубин, чем в силуре (*Leptocoelia* в субпровинции Аппохимчи встречаются в сообще-

ствах *Hipparionyx*, *Plicoplasia*, *Beachia* и *Mutationella* и являются единственными раковинами на площади, где эта фация переходит во флиш, не содержащий органических остатков. *Australocoelia* в Мальвинокаффрском царстве распространена от границы с сообществами мутатионеллинид, включающих *Pleurothyrella* или *Scaphiocoelia*, через границы сообществ *Notiochonetes* и *Australospirifer*). Вряд ли можно считать простым совпадением, что единственная морская звезда, найденная за многие годы сборов окаменелостей в округе Сомерсет, штат Мэн [46], была обнаружена в том месте, где слои, содержащие *Leptocoelia*, постепенно переходят в толщи флишевого типа (не содержащие ископаемых остатков), т. е. положение сообщества морских звезд сравнимо с их положением в других районах. Поэтому присутствие *Pacificocoelia* в Кол-Каньоне соответствует положению бентосного комплекса 5. Породы зоны *Spinoplasia* в Кол-Каньон похожи на плитчатый известняк, слагающий основную часть формации Робертс-Маунтинс (несмотря на то, что их относят к другому подразделению), и сильно отличаются от более массивных раковинных известняков зоны *Spinoplasia* из формации Раббит-Хилл. Во всяком случае, свидетельства интенсивного переноса органических остатков зоны *Quadrithyris* в Кол-Каньоне позволяют заключить, что первоначально эти организмы обитали на глубине бентосного комплекса 3.

В заключение отметим, что последовательность раннедевонских брахиопод в центральной Неваде, по всей вероятности, отражает довольно однородные условия окружающей среды, населенной как малоразнообразными фаунами подвижноводного сообщества *Gypidula*, так и малоподвижноводными, очень разнообразными сообществами *Quadrityris*, *Cyrtina*, *Plicoplasia* или *Dicaelosia* — *Hedeina*, обитавшими в пределах комплекса 3 и несколько глубже (некоторые более древние слои). Отмечается увеличение глубины к западу (*Callicalyptella* из района Карлин относится к сообществу нотаноплид бентосного комплекса 6).

Девонские сообщества организмов ровного дна Мальвинокаффрского царства. Буко [39] охарактеризовал ряд сообществ (рис. 9) этого царства, показал распределение в южной Африке и обсудил распространение их в других местах. Сообщества бентосного комплекса 1 имеют такие же характеристики, как и сообщества, встречающиеся в других биогеографических и временны́х подразделениях, находящихся в таком же положении по отношению к береговой линии. К комплексу 2 отнесены сообщества мутатионеллинид (с многочисленными *Scaphiocoelia* или *Pleurothyrella*) и сообщество *Globithyris* [128], причем последнее, возможно, распространяется также в бентосный комплекс 1. Мористее выделяются сообщества *Notiochonetes* и *Australospirifer*. Оба они представляют условия более благоприятные для высокого таксономического разнообразия, чем те, в которых обитало сообщество мутатионеллинид. Присутствие многочисленных разобщенных створок ребристых спириферид в очень разнообразных сообществах раннего девона говорит об обитании их в условиях ровного дна и малоподвижных вод в некоторых частях Джунгаро-Балхашского комплекса сообществ и Рейнского комплекса сообществ, причем сообщества *Plicoplasia*, *Mutationella* I и *Beachia*, а также сообщество *Australospirifer* весьма важны для реконструкций условий окружающей среды [48]. Самым глубоководным сообществом в Мальвинокаффрском царстве является сообщество морских звезд (местонахождения в Паране и южной Африке). В этой провинции имеется также сообщество амбоцелид. Сообщество *Zoophycos* встречается в южной Африке [209] и в Боливии [Исааксон, устное сообщение, 1973 г.].

Среднедевонские сообщества. Несмотря на имеющиеся в литературе данные о среднедевонских сообществах, накопленной информациии все еще недостаточно для того, чтобы можно было сделать сводку по всему миру. Например, ни группа Онондага, ни группа Гамильтон в субпровинции

Аппохимчи не были подвергнуты подробному исследованию, хотя большое количество данных уже позволяет грубо выделить основные подразделения, особенно в группе Гамильтон. Уже давно известны подразделения, которые приблизительно соответствуют бентосным комплексам и даже сообществам.

Изученность среднедевонской фауны большинства других частей земного шара аналогична, за несколькими исключениями [239, 84, 158, 266].

Мы имеем прекрасные примеры среднедевонских подвижноводных однообразных сообществ организмов с тяжелыми раковинами, сходных в этом отношении с сообществами силура. К ним относятся сообщество *Stringocephalus* (включающее *Stringocephalus*, а также более редкие таксоны, относящиеся к стрингоцефалидам) и сообщество *Zdmir* (среднедевонское сообщество гипидулинид).

Некоторые данные по среднедевонским сообществам Мичигана представили Элерс и Кеслинг [91]. Среднедевонская фауна этого района относится к Восточно-Американскому царству. Отсутствие раковин сообщества *Tropidoleptus* и рода глобитиринид *Rhipidothyris* в бентосном комплексе 2 дает основание сделать вывод, что бентосный комплекс 3 и более глубоководные донные сообщества присутствуют только в среднедевонских отложениях Мичиганского бассейна в отличие от района центральных Аппалачей. Этот вывод подтверждается физической характеристикой среднедевонских осадков в этом районе, в которых отсутствуют какие-либо доказательства признаков мелководья и близости побережья; такие признаки имеются в обилии в расположенном восточнее прибрежном районе (восточная часть штата Нью-Йорк, Пенсильвания и Виргиния). Многочисленность сообществ гипидулинид в девонских отложениях Мичиганского бассейна говорит о наличии сообществ бентосного комплекса 3 и возможно более глубоководных. Ряд рифовых и связанных с рифами сообществ, которые были встречены в девонских отложениях субпровинции Аппохимчи, известны как в центральных Аппалачах, так и в Мичиганском бассейне. Ассоциации стилиолинид в черных сланцах, несомненно, относятся к пелагическому сообществу, что хорошо согласуется с их удаленностью от берега.

Эволюция сообществ

Введение. Эволюция сообществ объединяет последствия как органической, так и биогеографической эволюции (развитие биогеографических единиц во времени и пространстве, а также их исчезновение), но является самостоятельным процессом. Иными словами, эволюция сообществ не представляет собой точную копию во времени и пространстве ни органической, ни биогеографической эволюции, хотя эволюция сообществ использует продукты органической эволюции главных географических подразделений, появившихся в связи с биогеографической эволюцией. Уоткинс и Буко [259] привели пример эволюции сообществ и рассмотрели проблемы, возникающие при обработке фактического материала.

Эволюцию сообществ можно определить по-разному. Если эволюционирующие таксоны данного сообщества произошли от предков, принадлежащих этому же сообществу, и дали начало потомкам, принадлежащим этому же сообществу, то можно сказать, что эволюция сообщества и органическая эволюция шли строго параллельно. Однако так бывает не всегда. Таксоны, предки которых находились в неродственных сообществах, могут встречаться вместе благодаря адаптации к требованиям окружающей их среды. Бывает и обратная ситуация, которую иллюстрирует классический пример юрских — современных сообществ Аркелла [9], когда три сосуществовавших юрских мелководных таксона двустворчатых моллюсков (*Trigonia*, *Astarte*, *Pholadomya*) присутствуют в настоящее время в бореальном районе (*Astarte*), в мелких теплых водах, омывающих Австралию (*Neotrigonia*),

и в абиссальном районе (*Pholadomya*). Широко распространенное сообщество с течением геологического времени может быть разделено барьером, препятствующим миграции, на гомологичные сообщества, которые становятся все более разнообразными таксономически, хотя функционально одинаковы. Возникающие при этом новые таксоны могут узурпировать положение старых таксонов и быть причиной их исчезновения, разделить существующие ниши или просто заместить вымершие таксоны функционально. Все эти разные явления составляют часть процесса, который можно назвать эволюцией сообществ. И наконец, возникает проблема новых обстановок, становящихся обитаемыми для этих новых организмов благодаря либо изменениям физических условий, либо изменениям биот, которые создают новые биологически обусловленные обстановки. Исчезновение сообществ может происходить по тем же причинам, но в обратном порядке.

С учетом этих ограничивающих факторов ясно, что «эволюция сообществ» включает ряд отчетливых явлений. Например, эволюцию сообществ, обнаруженных в условиях третичных коралловых рифов, населенных типичными для третичного периода организмами, можно сравнить с эволюцией рифовых сообществ пермского периода в функциональном значении, но большей частью разное происхождение таксонов требует большой осторожности. Регулирующие физические и (или) биологические факторы, действовавшие в этих двух рифовых обстановках, могли быть настолько различными, что способны дезориентировать исследователя даже при сравнении их функционального значения.

Поэтому я предлагаю при рассмотрении развития силурийско-девонских сообществ пользоваться терминами «эволюция аналогичных сообществ» и «эволюция гомологичных сообществ». Аналогичные сообщества — это сообщества, занимающие функционально одинаковые положения, но содержащие небольшое число таксонов (если вообще содержащие) общего филогенетического происхождения. Они могут быть весьма разными по возрасту. Гомологичные сообщества можно определить как содержащие умеренный (субъективная оценка, основанная на опыте) процент таксонов общего филогенетического происхождения, что увеличивает вероятность наличия у них более высокого процента одинаковых требований к условиям существования, если разделяющее их геологическое время не слишком длительно. Однако важно помнить, что понятия «аналогичных» и «гомологичных» сообществ представляют собой обобщения. Несомненно, бывали случаи, когда «гомологичные» предки определенного сообщества модифицировались и приспособились к требованиям совсем других условий среды.

Важно также понять, что как аналогичные, так и гомологичные сообщества могут быть либо одновременными, либо нет. Примером неодновременных гомологичных сообществ можно считать временну́ю последовательность сообществ видов, относящихся к *Eocoelia* (о сообществе *Eocoelia hemisphaerica* можно говорить, что оно сменилось во времени сообществом *Eocoelia intermedia*, которое в свою очередь сменилось во времени сообществом *Eocoelia curtisi*, за которым следовало сообщество *Eocoelia sulcata*, сменившееся сообществом *Eocoelia angelini*). Предполагается, что одновременные гомологичные сообщества ответвились от общих таксонов или таксона, встречающихся в более древних слоях, содержащих также производные таксоны, развившиеся в условиях изоляции (симпатрические виды могут встречаться вместе в ископаемом состоянии). О различных поздних сообществах мутационеллинид раннего девона можно говорить как об одновременных гомологичных сообществах (сообщества *Cloudella*, *Mutationella* II и *Mutationella* III). Неодновременные аналогичные сообщества определяются как таксономически неродственные таксоны или единичный таксон, выполнявшие одну и ту же функцию в разное время (в одном месте или в разных местах). Одновременные аналогичные сообщества определяются как ассоциации так-

Карадок
Ашгилл
Ранний и средний лландовери
Поздний лландовери
Венлок
Лудлов
Пржидол
Жедин
Зиген
Эмс
Эйфель
Живет
Фран

Сообщество Amosina
Сообщество Protochonetes
Сообщество хонетид
Сообщество Quadrifarius
Сооб. Tentaculitid I
Сооб. Notiochonetes
Сооб. Cloudella
Сооб. Chonostrophia-Chonostrophiella
Сообщество Salopina
Сооб. Mutationella II
Сооб. Mutationella III
Сообщество Nalivkinia
Сообщество Hyattidinia
Сообщество Dubaria
Сооб. Salopina-Derbyina
Сооб. Australospirifer
Сообщество Dayia
Сообщество Atrypella
Сообщество Protathyris
Сооб. Mutationella I
Сооб. Linoporella
Сооб. Dicaelosia-Orthostrophia
Сооб. Dialymothyris
Сообщество Globithyris
Сооб. Cryptothyrella
Сооб. Striispirifer
Сооб. Essentri costa
Сообщество Cyrtina
Сооб. Dalmanella
Сооб. Protatrypa
Сооб. Cryptothyrella-Mendocella
Сооб. Mendocella
Сооб. Costellirostra
Сооб. Plicoplasia
Сооб. Hipparionyx
Сооб. Beachia
Сообщество Amphigenia
Сообщество Karpinskia
Чешский комплекс сообществ
Сообщество Rhenorensselaria
Сооб. Platyorthis-Proschizophoria
Рейнский комплекс сообществ
Сооб. Anothyris-Pradoia
Сооб. Euryspirifer
Сооб. "Uncinulus" orbignyonus
Сооб. Quadrithyris
Сооб. Spinella-Buchanathyris
Сооб. Eocoelia
Группа сообществ лептоцилид
Сооб. Coelospira-Leptocoelia
Сообщество Harringtonina
Сообщество Dicaelosia-Hedeina
Группа сообществ Dicaelosia-Skenidioides
Сообщество Dicaelosia-Skenidioides
Сообщество Maoristrophia
Сообщества нотаноплид
Сообщество амбоцелид
Сообщества гипидулинид
Сообщество Gracionella
Сооб. Prosserella
Сообщества вирджианид
Сообщества пентамеринид
Группа сообществ пентамерид
Сооб. Leptathyris
Сообщества субрианид
Сооб. Warrenella-Ринхонеллид
Сообщества стрикландид
Сообщества микрокардиналид
Группа сообществ стрикландид
Сообщество Tropidoleptus
Сообщество тримереллид
Сооб. Stringocephalus
Сообщество Tuvaella
Сообщество ренсселандид
Сообщество Clarkeia
Сообщество Heterorthella
Сообщество лингулид-орбикулид
Сообщество ринхонеллид

РИС. 35. Стратиграфическое распространение и предполагаемые взаимоотношения сообществ брахиопод ровного дна в лландовери — эмсе.

Пунктирные линии означают таксономическую непрерывность и предполагаемую непрерывность сообществ. Считается, что зигенско-эмское сообщество *Vagzania*—*Skenidioides* произошло от силурийского сообщества *Dicaelosia* — *Skenidioides* через еще не установленное промежуточное звено, приходящееся на жедин.

сономически не связанных таксонов или как неродственные единичные таксоны, выполняющие одну и ту же функцию в один и тот же интервал времени, но в разных местах. Они держатся отдельно и не имеют возможности конкурировать друг с другом благодаря наличию изолирующих механизмов.

Я здесь принимаю, что близкородственные одновременные и переходные таксоны обычно предъявляют одинаковые требования к окружающей среде, а не наоборот. (Симпсон [письменное сообщение, 1972 г.] указывает, однако, что «предполагают, и часто вполне обоснованно, что близкородственные симпатрические таксоны обычно контролируются разными условиями среды».) Вообще же к каждому случаю такого рода следует подходить особо. Опыт изучения брахиопод силура и девона на фоне физических условий их существования (характеристика пород и т. д.) позволяет предположить, что близкородственные таксоны обычно имеют больше общего с точки зрения условий обитания, хотя, как указывал Симпсон, было бы ошибкой считать, что близкородственные таксоны имеют идентичные требования к окружающей среде, особенно если они симпатрические. Рассматривая рис. 35, можно заключить, что большинство таксонов брахиопод силура — девона, которые близко родственны друг другу либо как предки — потомки, либо как имеющие общих предков, действительно предъявляют довольно одинаковые требования к окружающей среде.

Однако это обобщение имеет ряд бросающихся в глаза исключений. Все они рассмотрены в главе об эволюции сообществ в силуре — девоне. В идеале мне бы хотелось представить на графике биогеографические границы в трех измерениях, как на рис. 25, а затем наложить на них генеалогические древа, характеризующие каждую биогеографическую единицу таким образом, чтобы можно было провести границы сообществ во времени. Если не следовать этой процедуре, то может возникнуть путаница, как это имеет место в концепции Бретски [60] об эволюции сообществ (он фактически рассматривает последовательность сообществ!) палеозойских беспозвоночных, где аналогичные и гомологичные сообщества смешаны в одну кучу. Мы должны тщательно проанализировать ситуацию с сообществами, прежде чем попытаться понять их развитие, а преждевременное обобщение нам в этом едва ли поможет. Бретски [60], например, указывает, что сообщества Северного силурийского царства, не содержащие таксонов филогенетического происхождения позднеордовикского Северо-Американского царства, ответвились от позднеордовикских сообществ (*Eocoelia* от *Sowerbyella — Onniella*, а *Pentamerid — Atrypa* от *Zygospira — Hebertella*). «Эволюция» этих силурийских сообществ от названных ордовикских предшественников не подтверждается общими таксонами или таксонами общего филогенетического происхождения. В лучшем случае можно ожидать, что таксономически не родственные сообщества Бретски могут быть аналогичными (с гомеоморфными формами или без них) во времени, хотя Бретски не представил никаких доказательств этому, если не считать, что и ордовикские и силурийские сообщества встречаются в относительно мелких водах. Установить, что сообщества, отделенные друг от друга временем и пространством, аналогичны, гораздо труднее, чем выявить гомологичные сообщества, из-за большого процента близкородственных таксонов. Вывод о том, что сообщества действительно аналогичны, можно сделать на основе картирования границ соседних сообществ, которые могут быть связаны друг с другом во времени и пространстве, на основе анализа структуры популяций и заполнения аналогичных экологических ниш, а также путем тщательной оценки любых доступных изучению физических параметров ассоциирующихся стратифицированных пород или воспроизведения региональной палеогеографии, литофаций и т. д. Берри [16], в сущности, идет по тому же пути, когда он утверждает, что «сообщество типа Токима-Тейбл-Хэд, очевидно, в основном аналогично по своему положению родственному силурийскому сообществу *Clorinda*. Он

в неясно выраженной форме признал, что ордовикские таксоны сообщества Токима-Тейбл-Хэд имеют незначительную таксономическую непрерывность (если вообще имеют) по отношению к силурийскому сообществу *Clorinda*, хотя оба они, по моему мнению, принадлежат к одному и тому же бентосному комплексу. И наконец, гомологичные сообщества в большинстве случаев имеют короткую продолжительность жизни, как и входящие в них таксоны, в то время как некоторые аналогичные сообщества можно проследить на протяжении всего фанерозоя. Аналогичные сообщества могут быть очень прерывистыми во времени, что зависит от повторения сходных условий, позволяющих неродственным таксонам выполнять те же функции (заполнять те же или подобные экологические ниши). Рауп и Стэнли [212] для описания появления во времени аналогичных сообществ пользуются термином «экологическое замещение».

Эволюция сообществ в силуре — девоне. На рис. 35 в схематическом виде изображены предполагаемые взаимоотношения брахиоподовых сообществ ровного дна в силуре и девоне. Гомологичные связи обозначены пунктирными линиями или непрерывностью линий. Обратите внимание, что определенные сообщества включают таксоны, произошедшие более чем из одного предшествующего сообщества, а это означает, что имела место эволюция некоторых таксонов в направлении изменения широты ниши или что определенную роль сыграла миграция. Ознакомившись с рис. 35 и гл. 6, часть II, книги, можно выделить несколько тенденций. Сообщества с большим таксономическим разнообразием могут давать гомологи как большого, так и небольшого разнообразия. Малоразнообразные сообщества могут давать потомков для сообществ с большим таксономическим разнообразием. Малоразнообразные сообщества могут оставаться в основном неизмененными в течение значительного интервала времени. То же самое можно сказать о некоторых весьма разнообразных сообществах. Взаимоотношения гомологов определяются положением таксонов в окружающей среде и нашими знаниями о таксономических взаимоотношениях общих таксонов.

Ясно, что в процессе эволюции некоторые таксоны будут иметь потомков, предъявляющих гораздо меньшие требования к условиям среды, тогда как другие потомки будут предъявлять более широкие требования. Подобные соотношения затрудняют решение проблемы эволюции сообществ, но все они должны укладываться в какую-то приемлемую схему. Весьма важно определить степень отклонения друг от друга близкородственных таксонов в смысле их требований к окружающей среде. Из информации по брахиоподам силура — девона явствует, что существуют отдельные примеры «дышавших воздухом наземных рыб и плавающих дышавших в воде тетрапод». Вполне вероятно, что все или почти все близкородственные таксоны эволюционировали и изменились, по крайней мере немного, в смысле требований к условиям жизни. Данные о том, что большинство таксонов и их потомков входит в один бентосный комплекс и обычно встречается в гомологичных сообществах, дают веское основание считать, что дивергенция в смысле требований к условиям среды близкородственных таксонов была незначительной в течение длительного периода времени. Поэтому при отсутствии других доказательств вполне резонно заключить, что близкородственные таксоны брахиопод силура — девона имели примерно одинаковые требования к среде обитания, а не наоборот.

Одним из самых значительных изменений, показанных на рис. 35, является расширение в течение раннего девона границ распространения некоторых сообществ (сообщество *Australospirifer* Мальвинокаффрского царства, сообщество *Beachia* субпровинции Аппохимчи). Сообщество *Australospirifer* ответвилось от сообщества *Mutationella* I бентосного комплекса 2 и перешло в комплексы 3—5. Сообщество *Beachia* произошло от сообщества *Cyrtina* (ком-

плекс 3) и распространилось в комплексы 3—5, как и отошедшее от него сообщество *Amphigenia* [49].

Группы сообществ. На рис. 35 показано несколько групп сообществ, которые, как установлено, являются гомологами, а также другие группы, которые либо неродственны, либо о их взаимоотношениях мы еще не все знаем.

Наличие этих групп сообществ, содержащих большое количество таксонов с общими предками и потомками, говорит в пользу того, что большинство родственных таксонов терпимо относилось к сходным экологическим условиям на протяжении обозначенных на схеме интервалов времени, хотя имеется и несколько исключений. В последующем изложении термин «группа сообществ» будет относиться к ряду сообществ, характеризующихся взаимоотношениями гомологов, хотя они могут и включать таксоны из неродственных сообществ, а также передавать таксоны неродственным сообществам благодаря процессу изменения широты ниши. Мы ведь имеем дело с динамичным, вечно изменяющимся процессом, нелегко поддающимся описанию. При сравнении рис. 35 со сведениями, содержащимися в гл. 6, наиболее важно проследить за экологическим развитием отдельных таксонов и их потомков в разные периоды времени. Получившаяся в результате сложная система дает некоторое понятие о постепенно изменявшихся положениях сред обитания и приспособляемости разных таксонов в различных сообществах.

Рис. 35 и сделанные из него выводы об относительном постоянстве требований, предъявляемых к условиям среды у большинства потомков, очень важны. По крайне мере для групп силурийских и девонских брахиопод они определенно свидетельствуют о существовании сильной тенденции потомков иметь в общем одинаковые с предками требования к среде обитания. Мы не имеем доказательств, что эволюция случайным образом повлияла на требования к условиям среды у этой группы. Было бы несколько преждевременно говорить о том, что таксоны бентосного комплекса 5 всегда были ограничены этим положением, но ясно, что тенденция именно такова.

Мы уже отмечали явную приуроченность раковин подвижных вод в разное время (о чем свидетельствуют пентамериниды, гипидулиниды, стрикландиды, микрокардиналиды и тримереллиды со всеми их разнообразными таксонами) к весьма ограниченному положению в последовательности бентосных комплексов. Таксоны, относящиеся к этим группам, не обнаруживают доказательств дивергенции ни в другие бентосные комплексы, ни в иные сообщества, кроме однотаксонных, ни в обстановки малоподвижных вод. Такое поведение говорит о том, что все эти группы с толстостенными раковинами (а возможно, и другие группы, такие, как стрингоцефалиды и ренсселандиды) могли настолько специализироваться в процессе естественного отбора, что оказались неспособными выбраться из положений, в которых они находились. Знаменательно, что таксоны космополитных сообществ с большим таксономическим разнообразием, в том числе такие, как *Atrypa*, *Leptaena* и *Nucleospira*, никогда не встречаются вместе с ними, хотя они существовали в те же самые интервалы времени. Быстрая кладогенетическая эволюция пентамеринид в течение венлока и лудлова, характеризующихся обилием рифов, предполагает, что нет недостатка в присущей организмам способности к дальнейшей эволюции, связанной с ограниченностью условий среды. Подобным же образом неуклонная филетическая эволюция гипидулинид, стрикландид и микрокардиналид предполагает отсутствие врожденной неспособности к дальнейшей эволюции. В свете этих данных весьма удивительно, что лингулоидные и орбикулоидные брахиоподы, которые в большой степени, хотя и не полностью, ограничены бентосным комплексом 1, начиная с кембрия до наших дней, должны были иметь низкий уровень и филетической, и кладогенетической эволюции. Поэтому я должен вернуться назад и подчеркнуть недостаток внимания к морфологии и таксоно-

12—0214

мии этих двух групп беззамковых брахиопод. Музеи мира имеют очень ограниченные коллекции лингулоидных и орбикулоидных брахиопод. Весьма немногочисленна также литература по их морфологии. В процессе полевых исследований при сборе представителей более «важных» групп фауны этим брахиоподам не уделяют должного внимания. Все это говорит о том, что информация по этим двум группам еще слишком мала, чтобы мы могли сделать правильные выводы о скорости их эволюции.

Группа сообществ пентамерид. На рис. 35 показаны связи сообществ виргианид, пентамеринид и субрианид друг с другом. Эти разрозненные сообщества имели тенденцию формировать однотаксонные сообщества подвижных вод, присутствовавшие в том или другом месте в интервале от ашгилла до пржидола. Благодаря эндемизму и непрерывной органической эволюции разные таксоны не встречаются вместе, в одном сообществе. Все эти таксоны характеризуются толстыми массивными умбональными частями раковин, что позволяло животным держать передний край раковины вверх, приподнимая его над грунтом. Их устойчивость к среде обитания, по-видимому, не очень изменилась в течение всего времени их существования. Некоторые отдельные сообщества имели весьма ограниченное географическое распространение и состояли из быстро эволюционировавших таксонов, в то время как другие были очень широко распространены и, вероятно, эволюционировали медленно. Группа сообществ пентамерид является прекрасным примером группы гомологичных сообществ, существовавших в течение сравнительно долгого промежутка времени, без заметного изменения требований, предъявляемых к среде обитания.

Группа сообществ стрикландид. Сообщества стрикландид и микрокардиналид помимо общего происхождения таксонов имеют между собой много общего. Обе группы сообществ встречаются в положении бентосного комплекса 4. В позднелландоверийских отложениях Северо-Американской платформы микрокардиналиды обычно ассоциируются с *Pentameroides*, но мы не знаем, является ли эта ассоциация первичной или вторичной, поскольку раннелландоверийские и венлокские сообщества микрокардиналид встречаются обычно сами по себе вне ассоциации с многочисленными особями других таксонов. Группа сообществ стрикландид — второй пример группы близкородственных силурийских организмов, встречающихся в сообществах небольшого разнообразия, не изменявших своих требований к среде обитания.

Группа сообществ лептоцелид. Группа сообществ лептоцелид отличается от групп сообществ пентамерид и стрикландид. Силурийские лептоцелиды встречаются в виде малоразнообразных сообществ со сравнительно специфическими требованиями к условиям обитания, как и группы сообществ пентамерид и стрикландид. Но в девоне положение изменилось: лептоцелиды вошли в состав ряда других сообществ, и условия обитания их стали гораздо шире, чем у известных нам их силурийских предков. Группа сообществ лептоцелид является прекрасным примером отражения больших изменений окружающей среды во времени.

Сообщества лептоцелид не имеют определенных предков в допозднелландоверийское время. Они, возможно, ответвились от раннелландоверийской «*Eocoelia*» *paraguayensis*, обитавшей в Мальвинокаффрском царстве силура, об экологии которой мы знаем очень мало.

Группа сообществ Dicaelosia — Skenidioides. Это легко распознаваемая группа сообществ бентосных комплексов 4 и 5, обычно характеризующихся высоким разнообразием и меньшими размерами раковин, чем у сообществ, обитающих ближе к берегу. Меньший размер раковин характерен для большинства таксонов, в том числе тех, которые содержат формы, относящиеся к родам, представители которых встречаются ближе к побережью, и тех, которые не имеют близких родственников вблизи побережья. Встречаются

также и малоразнообразные сообщества, относящиеся к этой группе, что говорит о существовании ограничивающих факторов. Эндемизм здесь также имеет место, как и во всех других бентосных комплексах и группах сообществ. Одним из важных дериватов группы сообществ *Dicaelosia — Skenidioides* является группа сообществ гипидулинид, относящихся к бентосному комплексу 3, появившаяся в венлокское время. Здесь следует обратить внимание на развитие группы малоразнообразных форм подвижных вод, более близких к побережью, произошедших от более удаленной от берега, очень разнообразной группы малоподвижных вод.

Группа сообществ гипидулинид. Группа сообществ гипидулинид хорошо представлена в отложениях лудлова. Она включает большое число эндемичных сообществ, каждое из которых содержит один таксон гипидулинид. Среда их обитания — подвижные воды. Эта группа сообществ прослеживается от лудлова через фран. Составляющие эту группу сообществ таксоны в процессе эволюции непрерывно изменялись в связи с изменениями условий, но удостовериться в гомологической природе результирующих сообществ совсем нетрудно. Совпадение вымирания группы сообществ пентамерид и появления группы сообществ гипидулинид является хорошим примером экологического замещения, так как обе группы занимали одинаковое положение и выполняли одни и те же функции. Гипидулиниды венлока и лудлова вели себя так же, как члены сообществ гипидулинид и как члены очень разнообразных малоподвижноводных сообществ бентосных комплексов 4 и 5, таких, как сообщество *Dicaelosia — Skenidioides* и *Dicaelosia — Orthostrophella*. Обитавший в ашгилле — лландовери род *Brevilamula*, являющийся предком гипидулинид, встречается только в очень разнообразных сообществах малоподвижных вод, относящихся к бентосному комплексу 5. Таксоны группы сообществ гипидулинид представляют собой еще один прекрасный пример организмов, изменивших со временем свои требования к условиям среды обитания. Однако в этом отношении они отличаются от лептоцелид. Лептоцелиды начали свое существование как группа с небольшим диапазоном толерантности и развились в формы, способные существовать в разных условиях среды, тогда как группа гипидулинид зародилась с умеренной степенью толерантности (сообщества малоподвижных вод с большим разнообразием, относящиеся к комплексам 4—5) и дала начало группам с весьма специфичными требованиями к окружающей среде (малоразнообразные сообщества подвижных вод бентосного комплекса 3).

Группа сообществ Striispirifer. Эта группа сообществ — самая сложная из приведенных на рис. 35. Рис. 35 представляет дополнительные доказательства происхождения группы сообществ *Striispirifer* от девонской группы сообществ лептоцелид. Можно предположить, что малоразнообразное эндемичное сообщество малоподвижных вод *Nalivkinia* в Средней Азии ближе к концу силура дало начало мутатионеллинидам, встречающимся в малоразнообразных сообществах малоподвижных вод комплекса 2 (сообщество *Mutationella* II и *Cloudella*). Предполагается также, что допозднелландоверийское малоразнообразное сообщество *Cryptothyrella* дало начало меристинидам, входящим в группу сообществ *Striispirifer*. Совместная встречаемость некоторых таксонов с более ранним сообществом *Linoporella* дает основание предполагать, что оно могло быть источником большинства таксонов, входящих в группу сообществ *Striispirifer*. Таким образом, группу сообществ *Striispirifer* можно рассматривать как очень разнообразное сообщество малоподвижных вод бентосного комплекса 3 (в которое добавились организмы из других источников), эволюционировавшее в основном на месте, но, однако, подвергшееся изменениям, вызванным условиями провинциализма, которые имели место в течение какой-то части интервала его существования.

Основная особенность группы сообществ *Striispirifer* состоит в том, что в раннем девоне, характеризовавшемся высокой степенью провинциализма,

она распалась на ряд параллельных подразделений, произошедших от одного силурийского «корня». Эти подразделения очень близки по особенностям фауны к силурийским подразделениям. Кроме того, таксономические данные свидетельствуют, что время от времени из группы сообществ *Striispirifer* отделялись особые сообщества с небольшим таксономическим разнообразием. Удивительно, насколько незначительным был обмен между таксонами группы сообществ *Dicaelosia* — *Skenidioides*, относящимися к бентосным комплексам 4 и 5, и таксонами группы сообщества *Striispirifer*, хотя обе группы включают таксоны, перекрывающие друг друга.

Неидентифицированные группы. Кроме единиц, о которых мы здесь говорили, существует множество других сообществ, показанных на рис. 35, которые в настоящее время нельзя отнести к какой-либо группе сообществ. Однако о них следует сделать несколько замечаний.

Сообщество тримереллоидных в общем смысле оставалось гомологичным в течение позднего лландовери — лудлова. Однако изучение с точки зрения экологии разных тримереллоидных таксонов показывает, что дело обстоит не так просто, как это представлено в современной классификации.

Сообщество *Tuvaella* является аналогичным подразделением, которое не дало начала другим сообществам. В этом смысле с ним схожи сообщества *Clarkeia* и *Heterorthella.*

Позднесилурийское сообщество солоноватоводных хагмиллериид — стилонурид имело гомологичные продолжения в послесилурийское время. Киельсвиг-Веринг [148] указывает, что большинство послесилурийских эвриптерид являются потомками таксонов, присутствующих в этом сообществе и относящихся либо к солонватоводным, либо к неморским формам. Сообщества эвриптерид и карсиносомид — птериготид начинают исчезать после конца самого раннего девона.

Весьма важным для понимания эволюции силурийских сообществ представляется внезапное появление в интервале поздний венлок — лудлов большого количества рифовых и связанных с рифами сообществ. Лландовери, ранний венлок и пржидол — это времена сравнительно небольшого количества рифов. По причинам, остающимся неизвестными, поздний венлок — лудлов были благоприятны для развития рифов и соответственного увеличения числа рифовых сообществ, как и всеобщего увеличения числа таксонов.

Последовательность сообществ. Выше мы говорили о некоторых аспектах эволюции силурийских и раннедевонских сообществ брахиопод ровного дна. Еще раньше я пытался выявить различие между эволюцией сообществ и появлением последовательных аналогичных сообществ, что Рауп и Стэнли [212] назвали бы «замещением сообществ». Известен еще один тип «вертикальных» изменений сообществ в небольших масштабах, когда в течение короткого промежутка времени варьирующие физические условия или биологически обусловленные изменения приводят к появлению ряда изменившихся сообществ. Наличие кораллов и строматопороидных, а также водорослевых рифов в силуре — девоне, о чем говорил Леконт в ряде статей (см. статью Леконта [157] и библиографию к ней), является примером биологически обусловленных обстановок, которые прогрессивно изменяются от условий сравнительного глубоководья, малоподвижной воды и илистого дна к условиям меньшей глубины и большей подвижности вод, что в конце концов приводит к появлению рифовой обстановки с весьма различными сообществами, так как зоны разной глубины и турбулентности характеризуются каждая своим составом организмов, подготавливающих более мелководные условия для следующего состава организмов [50]. Иначе говоря, здесь перед нами пример последовательности сообществ, в которой одно сообщество прокладывает путь для следующего. Такой тип последовательности сообществ имеет что-то общее с концепцией климакса современных экологов, занимающихся, в частности, наземными растениями, но это не совсем точная параллель. Еще один

пример последовательности сообществ, для которой отсутствуют доказательства, что биологическая обусловленность приводит к широким вариациям условий глубин, встречается в многочисленных рядах сообществ малоподвижных вод силура — девона, ассоцирующихся с чередующимися слоями глинистых сланцев или мергелей и ракушняков. К таким примерам относятся глинистые сланцы Уолдрон, мергели Слайт-Марлс и фация малоподвижных вод известняка Венлок [51]. Во всех этих подразделениях наблюдается правильное чередование тонких слоев (во многих местах мощностью лишь несколько сантиметров) мягких мергелей и твердых ракушняков. Мергели и ракушняк содержат раковины различных групп. Твердые слои, как правило, богаты калькаренитом, в основном состоящим из обломков прикрепленных иглокожих и раковин, большая часть которых принадлежит брахиоподам. Такое правильное чередование можно объяснить как следствие прерывающейся турбулентности, способствовавшей распространению илистого материала, содержавшего фауну. Сообщества фауны, обитавшие на мягких илистых грунтах, в процессе своей жизнедеятельности аккумулировали достаточно материала твердого субстрата [52], что сделало возможным оседание личинок, требующих твердых грунтов или по крайней мере не илистого дна. Организмы твердых грунтов «процветали» до тех пор, пока не были смыты последующим наплывом илов. Этот процесс в некоторых районах, очевидно, повторялся много раз. Подобное чередование также можно назвать последовательностью сообществ, но ее следует отличать от замещения сообществ и эволюции сообществ [53]. Термин «последовательность сообществ» в том значении, в каком он употребляется здесь, включает биологическую обусловленность созданную одной группой донных организмов, для того чтобы другие группы могли впоследствии обитать на этом же субстрате. В таком смысле последовательность сообществ обычно охватывает очень короткие отрезки времени, например часть года или несколько лет, а не миллионы лет, как в случае большинства примеров замещения сообществ («экологическое замещение», по Раупу и Стэнли [212]).

Разнообразие и численность нижнепалеозойских гастропод и потенциальные взаимоотношения хищник — жертва. Сравнительно большое количество гастропод раннего палеозоя относится к бентосному комплексу 1. Значительные количества их обитали также в верхних частях бентосного комплекса 2 и в обстановке солоноватых вод. Для досреднедевонских гастропод весьма необычны высокие концентрации (по сравнению с другими таксонами) мористее бентосного комплекса 2. Необычна также концентрация гастропод более 1% от общего числа бентических раковин для комплексов 3—5. Их количественные соотношения коренным образом изменяются в позднем девоне, а к карбону гастроподы приобретают широкое распространение, присутствуя в умеренных, а местами в очень больших количествах, в местах, достаточно удаленных от побережья. Механизм этих изменений еще до сих пор не ясен.

Таксономическое разнообразие гастропод в нижнем палеозое не соответствует их численности. В солоноватоводных фациях и положениях комплексов 1 и 2 их таксономическое разнообразие очень небольшое, а в комплексах 3—5 — высокое. Например, Буко и Йохельсон [46] сообщают, что в двух подразделениях раннего девона в Аппалачах насчитывается 10 и 11 таксонов гастропод по сравнению с 17 и 20 таксонами замковых брахиопод соответственно. Небольшое число таксонов гастропод, вероятно, частично является отражением их сравнительной редкости (менее одной гастроподы на сотню брахиопод), что могло серьезно повлиять на отбор образцов.

Описанная ситуация имеет несколько исключений, которые касаются таксономического разнообразия и обилия гастропод в нижнем палеозое. В силуре фиостоматиды и эумфалоптериды достигли умеренного обилия

во многих широко распространенных высокоразнообразных сообществах ровного дна, встречающихся в бентосных комплексах 3—5. Платицератидные гастроподы в силуре — девоне присутствовали в умеренных количествах во многих разнообразных сообществах ровного дна бентосных комплексов 3—5, но это обилие могло быть связано с существованием копрофаговых отношений с прикрепленными иглокожими.

Если допустить, что определенное число таксонов нижнепалеозойских гастропод бентосных комплексов 3—5 относилось к хищникам, то их малая численность и высокое таксономическое разнообразие можно считать результатом взаимоотношений хищник — жертва по типу, описанному Пейном [335, 203] для настоящего времени. Понятно, что нельзя проверить эту гипотезу каким-либо другим путем, кроме систематического отбора данных о разнообразии и численности гастропод относительно других бентических таксонов, встречающихся вместе с ними в толщах нижнепалеозойских пород. Очевидно, что в раннем палеозое существовал ряд других хищников, питавшихся бентосом, например морские звезды и наутилоидные, которых также можно рассматривать для проверки возможных связей между разнообразными травоядными, фильтраторами, другими сестонофагами и разнообразием хищников (или отсутствием их).

Глава 6

Характеристика обилия таксонов в сообществах ровного дна силура — девона

Несмотря на название этой главы, мы будем касаться в основном сообществ ровного дна, богатых брахиоподами. На силурийско-девонских платформах очень важную роль играли сообщества, богатые кораллами (табулятами и четырехлучевыми кораллами) и строматопороидеями, но из-за моего незнания их и недостатка опыта работы с ними им уделяется здесь мало внимания. Та информация о них, которая приводится в этой книге, в основном заимствована из разных литературных источников и не претендует на полноту и безоговорочную точность. Рифовые фации, состоящие преимущественно из водорослей, строматопороидного и кораллового материала, составляют заметную часть разреза карбонатных пород силурийско-девонской платформы (хотя последние составляют сравнительно небольшую часть объема этого разреза). Эта рифовая фация в основном представляет бентосный комплекс 3. Отсутствие знаний о мириадах сообществ, обитавших в силурийско-девонских рифовых обстановках, не позволяет систематизировать эти сообщества в глобальном масштабе. Лоуэнштам [164] и Мэнтен [169] привели подробное описание силурийских рифовых фаций соответственно штата Иллинойс и острова Готланд. Их работы указывают на возможность единого подразделения в будущем рифовых сообществ для всего земного шара.

За исключением сообществ, относящихся к бентосному комплексу 1, в большинстве бентических сообществ ровного дна, в которых преобладают не кораллы и строматопоры, доминируют брахиоподы. Двустворчатые моллюски и гастроподы, а также трилобиты, кораллы и другие макроископаемые редко составляют около 5% фактического количества окаменелостей в допозднедевонских отложениях. В позднедевонских и более молодых отложениях обычно встречаются бентические сообщества, включающие большое количество как брахиопод, так и моллюсков.

Эпифауну и инфауну не следует включать в одно сообщество по той же причине, по которой мы отделяем сообщества нектона и планктона от сообществ обитающего ниже бентоса. Факторы, влияющие на распределение эпифауны и инфауны, частично одинаковы, а частично различаются. Правомерно предположить, что сестонофаги и фильтраторы разных типов, относящиеся как к эпифауне, так и к инфауне, будут иметь одинаковое распределение, если оно контролируется пищей, но могут быть и другие важные переменные факторы, связанные с весьма существенными различиями в образе жизни и имеющие несходное распределение. Например, илоеды, активно действующие в литоральной зоне под поверхностью осадка, не так сильно подвергаются неблагоприятным воздействиям среды, обусловленным отступанием воды, как эпифауна, хотя условия, вызванные отсутствием воды, могут здесь быть несколько отличными от сублиторальной зоны. Именно поэтому мы считаем, что анализ эпифануны и инфауны должен проводиться отдельно, чтобы можно было выявить их сходства и различия. Легко пред-

положить, что такие переменные факторы, как вязкость осадков, их плотность, химизм пóровых вод и т. д., в большой степени могут влиять на среду обитания зарывающихся организмов и не оказывать никакого влияния на распределение эпифауны.

В этой главе приведена характеристика сообществ, которые изучали я сам и мои коллеги (нет сомнения, что существует еще множество сообществ такого же ранга и значения, что и приведенные здесь, но ввиду моего незнания их я не пытался ни описывать, ни идентифицировать их). Здесь не рассматриваются ни ископаемые следы, ассоциирующиеся с охарактеризованными сообществами, ни сообщества, представленные в основном ископаемыми следами, за исключением сообществ *Taonurus* и *Skolithos* (об их распределении по глубине см. работу Зейлахера [226]). В общем выделенные Зейлахером [226] сообщества следов организмов можно привязать к нашим бентосным комплексам. Он выделяет следующие фации по направлению от побережья: фация *Scoyenia* (ассоциирующаяся с красноцветными слоями); фация *Skolithos* и *Glossifungites*; фация *Cruziana*; фация *Zoophycos* (*-Taonurus*) и фация *Nereites*. Фация *Scoyenia* лучше всего коррелируется с условиями солоноватых вод или неморскими условиями, а фация *Skolithos* и *Glossifungites* — с бентосным комплексом 1. Фация *Cruziana* лучше всего коррелируется с бентосным комплексом 2, а возможно, и с глубоководной частью комплекса 1. Фация *Zoophycos* коррелируется с бентосным комплексом 3 и более глубоководными комплексами — 4 и даже 5, а фация *Nereites* — с комплексом 5 и более глубоководными подразделениями.

В этой главе мы не приводим описания сообществ ровного дна, в которых преобладают кораллы и строматопоры, хотя и касаемся кратко некоторых из них, чтобы дать понятие об их взаимоотношениях с ассоциирующимися с ними сообществами, изобилующими брахиоподами.

На рис. 35 дана таблица силурийско-девонских сообществ, в которых преобладают донные замковые брахиоподы. Сплошными линиями отмечены сообщества, перечисленные в этой главе. Пунктирные линии обозначают общее число сообществ, изобилующих брахиоподами, которые можно будет выделить после проведения соответствующей работы. На рисунке показаны девонские сообщества, которые можно встретить в разных областях Старого Света после того, как они будут изучены столь же детально, как Восточно-Американское и Мальвинокаффрское царства.

Уоткинс и др. [260] рассматривали различия между сообществами животных Петерсена, выделение которых основано на сочетаниях рекуррентных видов, параллельными сообществами (группами сообществ животных Петерсена, связанных общими предками — таксонами, которые характеризуются похожими или одними и теми же родами или семействами) и бентосными комплексами (которые они считают группами сообществ животных Петерсена, встречающимися в крупных регионах с одинаковыми условиями среды). В нашей книге, и в частности в этой главе, мы не делаем попытки проводить различия между сообществами животных Петерсена и параллельными сообществами, но во всех случаях мы тщательно отделяем бентосные комплексы от этих двух вышеуказанных категорий. В конце концов было бы весьма желательно определить и классифицировать силурийско-девонские сообщества так, как классифицированы сообщества животных Петерсена и параллельные сообщества. Однако подобная классификация потребует много времени и усилий, связанных с послойным изучением района за районом. После завершения такой работы мы получим более надежную (чем сейчас) основу, на которой можно будет рассматривать эволюцию сообществ. С точки зрения гомологичных и аналогичных сообществ вполне возможно, что одно сообщество животных Петерсена дает начало последующему (по времени) сообществу животных Петерсена и современному ему сообществу животных Петерсена (по горизонтали); причем тогда оба эти сообщества,

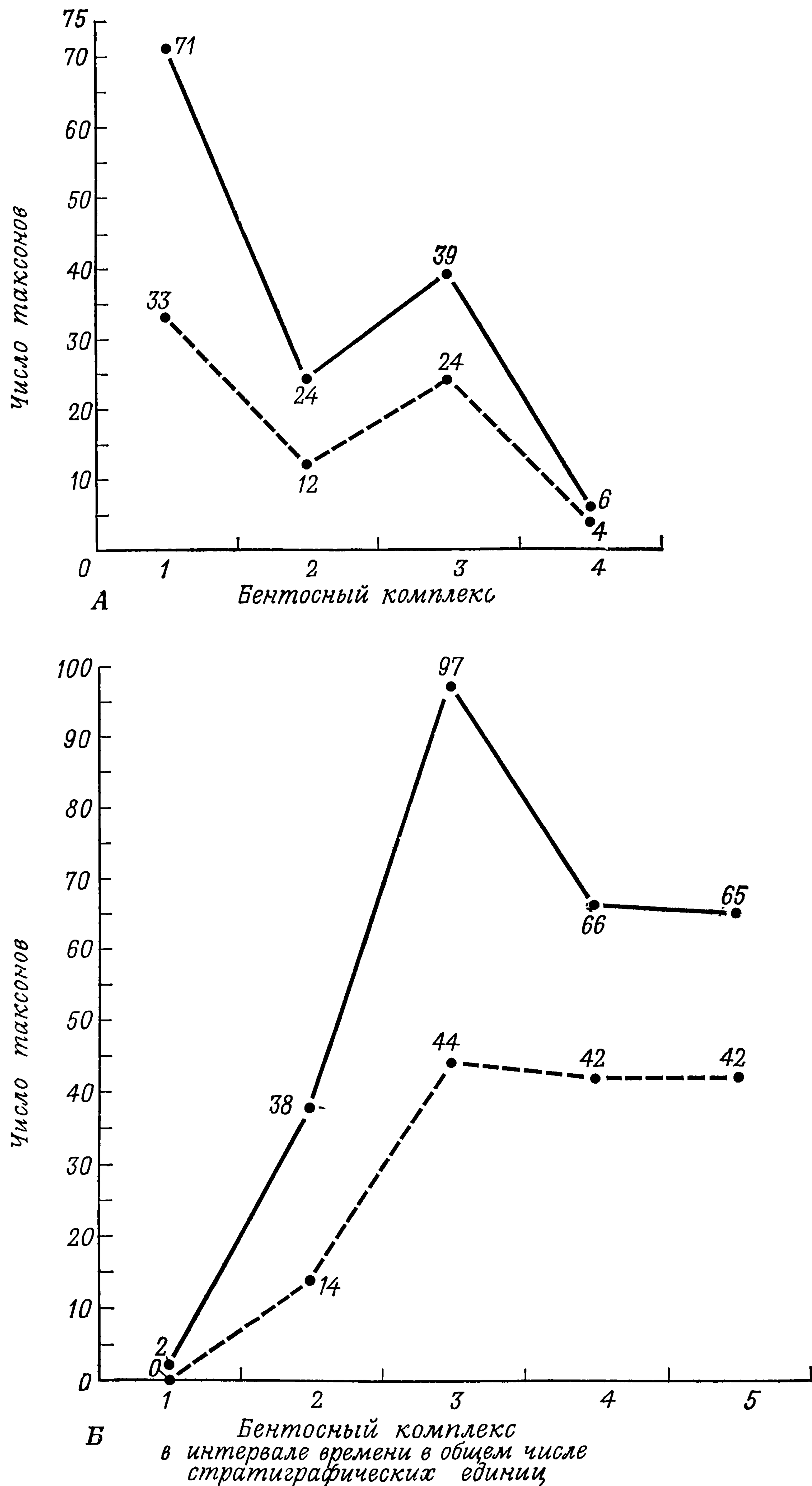


РИС. 36. Распространение по бентосным комплексам таксонов брахиопод, о которых идет речь в гл. 6.

Сплошная линия — провинциальные таксоны; пунктирная линия — космополитные таксоны.

расположенные по горизонтали и по вертикали, называются параллельными сообществами. Аналогичные сообщества нельзя называть параллельными сообществами, так как их эволюция идет разными путями.

Сообщество амбоцелид: девон (типичные примеры установлены в доломитах Симонсон).

Все роды девонских амбоцелид, таких, как *Ambocoelia*, *Emanuella*, *Ladjia*, *Metaplasia*, *Echinocoelia*, *Crurithyris* изобилуют особями (но два или более таксона вместе не встречаются). Это сообщество, вероятно, соответствует «сообществу пелеципод — *Emanuella*, обнаруженному Ноблом и Фергюсоном [194] в среднедевонских отложениях западной Канады. Оно встречается в сравнительно глубоководном положении, мористее рифовых построек, в местоположении бентосного комплекса 4 и, возможно, 5. Сообщество встречается во всех царствах. Нам не удалось наблюдать, чтобы амбоцелидные таксоны *Spinoplasia* и *Plicoplasia* образовывали сообщества такого типа (сообщество *Plicoplasia* относится к сообществам с большим таксономическим разнообразием). Однако присутствие в сообществе *Coelospira* — *Leptocoelia* (бентосный комплекс 4) нескольких особей *Spinoplasia* или *Plicoplasia* говорит о более глубоководном положении (бентосный комплекс 4 или 5) сообществ амбоцелид в жединское время. Амбоцелиды в силуре (формация Робертс-Маунтинс) встречаются в сообществе *Dicaelosia* — *Skenidioides*, что является еще одним доказательством глубоководного происхождения амбоцелид из сообществ с большим или средним таксономическим разнообразием.

Сообщество Amosina: поздний лландовери — лудлов (типичные примеры описаны в песчанике Катави и в безымянной толще на юге Перу).

Amosina.

Сообщество Amphigenia: эмс — эйфель (типичные примеры описаны в формации Бой-Бланк и кремнистом известняке Камден).

Discomyorthis, *Platyorthis*, *Pentamerella*, *Leptaena*, *Strophonella*, *Protoleptostrophia*, *Anoplia*, *Plicanoplia*, *Eodevonaria*, *Costellirostra*, *Atrypa*, *Coelospira*, *Pentagonia*, *Leptocoelia*, *Meristina*, *Nucleospira*, *Acrospirifer*, *Mucrospirifer*, *Megakozlowskiella*, *Fimbrispirifer*, *Elytha*, *Ambocoelia*, *Plicoplasia*, *Cyrtina*, *Prionothyris*, *Cloudothyris*, *Centronella*, *Amphigenia*, *Stropheodonta*.

Сообщество Anathyris — Pradoia: эмс (типичный пример описан в глинистых сланцах Ла-Вид [256]).

Anathyris, *Pradoia collettei*, «*Uncinulus*» *pila* и другие брахиоподы. Обилие целых раковин, содержащихся в глинистых вмещающих породах, согласуется с условиями сравнительно малоподвижных вод. Взаимоотношения этого сообщества с другими дает основание предполагать, что оно относилось к бентосному комплексу 5 [256]. Отсутствие этого сообщества в местоположении, где его следовало бы ожидать (например, в Сланцевых горах), говорит о том, что отсутствие его или присутствие помимо температуры, обусловленной глубиной, и вмещающих пород зависит еще и от каких-то других факторов.

Сообщество Arthrophycus: ордовик — силур (типичный пример описан в песчанике Таскарора).

Arthrophycus. По данным Зейлахера (письменное сообщение, 1973 г.), *Arthrophycus* в ассоциации с *Cruziana* встречается в ордовикских и сулурийских песчаниках в Иордании и Сахаре. На этом основании, а также по положению вмещающих его пород в стратиграфическом разрезе и литологическому составу песчаника Таскарора сообщество *Arthrophycus* относят к бентосному комплексу 1. Зейлахер считает, что *Arthrophycus* «...несомненно, представляет собой следы жизнедеятельности большого червя, который перемещался в осадке в поисках пищи». Масса и Йегер [172] описали типичную ассоциацию сообщества ископаемых следов *Cruziana* в бентосном комплексе 1, ближе к берегу по сравнению с силурийским сообществом Северной Африки, которое также включает *Arthrophycus*.

Сообщество Atrypa: верхний лландовери — фран (примеры широко известны по всему миру).

Atrypa «reticularis». Космополитный таксон *A. «reticularis»* обычно встречается в очень разнообразных сообществах бентосных комплексов 3—5, но он может также встречаться в виде целых раковин в сформированных малоподвижными водами глинистых слоях, что указывает на то, что по крайней мере часть его диапазона обитания не перекрывалась другими таксонами. Такое однотаксонное сообщество *Atrypa «reticularis»* относится к бентосному комплексу 3.

Сообщество Atrypella: венлок — пржидол (типичный пример — формация Ред-Бей).

Atrypella (*A. prunum* или типа *A. Scheii*, типа *A. phoca*).

Сообщество Australina: поздний лландовери — лудлов (силурийские толщи в Пре-Кордильера-де-Сан-Хуан).

Australina, *Castellaroina* и дополнительные мальвинокаффрские таксоны.

Сообщество Australospirifer: эмс (встречено в песчанике Боккефельд).

Australospirifer, *Australocoelia*, *«Schuchertella»*, *Ambocoelia*, *Plicoplasia.*

Сообщество Beachia: зиген (типичный пример описан в формации Тарратин).

Beachia, *Dawsonelloides*, *Protoleptostrophia*, *Leptostrophia*, *Meristella*, *Acrospirifer*, *Leptocoelia*, *Platyorthis.*

Чешский комплекс сообществ: поздний зиген — ранний эмс (известняк Кониепрус)

Eospirifer, *Janius*, *Merista*, *Ivanothyris*, *Fascicostella*, *Quadrithyris*, ринхонеллиды, *Parachonetes*, *Aesopomum*, *Radiomena*, *Talaeoshaleria*, *Devonaria*, *Ivdelinia.*

Сообщество Borealis: конец раннего лландовери — средний лландовери (типичный пример развития *Borealis* — бореалисовая банка Эстонии).

Borealis.

Сообщество Coelospira — Leptocoelia (сообщество Кэп-Бон-Ами, по Буко и Джонсону [42]): жедин (типичный пример описан в формации Кэп-Бон-Ами).

Coelospira, *Leptocoelia*, *Protochonetes.*

Сообщество Carsinosomidae — Pterygotidae: силур.

Роды карсиносомидных и птериготидных эвриптерид перечислены Киельсвиг-Верингом [148].

Сообщество хонетид: зиген — эмс (часто встречается во многих разрезах в Арденнах и на Рейне).

Plebejochonetes или *Chonetes sensu strictu.*

Сообщество Chonostrophiella — Chonostrophia: жедин — эмс (типичные примеры отмечаются в песчанике Йорк-Ривер).

Аналогично сообществу *Mutationella* I, но не содержит *Mutationella.*

Сообщество Clarkeia: поздний лландовери — лудлов (типичный пример — песчаник Тарабуко).

Clarkeia.

Сообщество Clorinda: см. Нерасчлененные сообщества.

Сообщество Cloudella: поздний жедин — зиген (типичные примеры известны в песчанике Матагамон).

Cloudella.

Сообщество Conchidium: см. Сообщества субрианинид.

Сообщество Costellirostra: зиген (типичный пример — верхняя часть известняков Гранд-Грив).

Etymothyris, *Costellirostra*, *Plicanoplia*.

Сообщество Cruziana: силур — девон.

Cruziana. Зейлахер [226] указывает на положение сообщества *Cruziana* между распространенным мористее сообществом *Zoophycos* и распространенным ближе к суше сообществом *Skolithos*. Данные по силуру показывают, что *Cruziana* встречается в положении бентосного комплекса 1, так что, исходя из данных Зейлахера, можно заключить, что сообщество *Skolithos* также принадлежало к бентосному комплексу 1, к более мелководной его части по сравнению с сообществом *Cruziana*. Зейлахер (письменное сообщение 1973 г.) указывает на присутствие сообщества *Cruziana* в силурийских песчаниках Иордании и Сахары. Масса и Йегер [172] описывают типичное сообщество *Cruziana* в положении бентосного комплекса 1 в силурийских отложениях Ливии, куда также входят многочисленные *Arthrophycus* (*Harlania*). Таким образом, можно заключить, что сообщество *Cruziana* относится к бентосным комплексам 1 и 2.

Сообщество Cryptothyrella: нижний и средний лландовери; возможно, ашгилл района Прибалтики (типичные примеры известны в нижней части формации Брассфилд и в некоторых местоположениях в пределах формации Бичхилл-Ков).

Cryptothyrella.

Сообщество Cryptothyrella — Mendacella: нижний и средний лландовери (формация Капаро в Венесуэле).

Ринхонеллиды, *Cryptothyrella*, *Mendacella*, *Dalmanella*, *Eostropheodonta*, *Protatrypa*. Эти таксоны в некоторых случаях (например, сообщество *Cryptothyrella*) встречаются в однотаксонных сообществах или в смешении с разными другими, что означает, что все они приспосабливались к разным условиям обитания. Сообщество *Cryptothyrella — Mendacella* является аналогом сообщества *Salopina*, но оно дало начало таксонам, которые встречаются в сообществе *Striispirifer* в позднем лландовери.

Сообщество Cyrtina: (сообщество Койманс, по Буко и Джонсону [42]): жедин — эмс (типичные примеры встречены в известняке Койманс).

Cyrtina, *Craniops*, *Dalejina*, *Schizophoria*, *Plethorhynchia*, *Atrypa «reticularis»*, *Rhynchospirina*, *Mesodouvillina*, *Meristina*, *Howellella*, *Plicoplasia*, *Nanothyris*, *Podolella*.

Сообщество Dayia: лудлов — пржидол (типичные примеры содержатся в сланцах Моктри).

Dayia.

Сообщество Dicaelosia — Hedeina (сообщество Калькберг — Новая Шотландия, по Буко и Джонсону [42]): жедин (типичные примеры характерны для известняков Новая Шотландия и Калькберг).

Hedeina, *Dicaelosia*, *Skenidium*, *Dalejina* или *Discomyorthis*, *Acrospirifer* или *Howellella*, *Platyorthis*, *Orthostrophia*, *Megakozlowskiella*, *Levenea*, *Atrypa*

«reticularis», *Leptaena «rhomboidalis»*, *Cyrtina*, *Meristella*, *Isorthis*, *Eatonia*, *Costellirostra*, *Spinoplasia*, *Coelospira*, *Trematospira*, *Leptostrophia*, *Strophonella*, *Iridostrophia*, *«Schuchertella»*, *Anastrophia*, *Leptaenisca*, *Nucleospira*, *Atrypina*, *Plectodonta*.

Сообщество Dicaelosia — Orthostrophella (названное Буко [38] сообществом Генрихаус): венлок — лудлов (типичный пример — формация Генрихаус).

Resserella, *Dalejina*, *Isorthis*, *Dicaelosia*, *Dolerorthis*, *Ptychopleurella*, *Dictyonella*, *Amsdenina*, *Grayina*, *Strophonella*, *Amphistrophia*, *Leptaenisca*, *Coolinia*, *Leptaena*, ринхонеллиды, *Atrypa*, *Lissatrypa*, *Nucleospira*, *Coelospira*, *Delthyris*, *Howellella*, *Meristina*, ринхоспириды, *Orthostrophella*.

Сообщество *Dicaelosia — Skenidioides*: ашгилл — пржидол (слои Элтон — типичный пример).

Skenidioides, *Atrypa «reticularis»*, *Dalejina*, *Coolinia*, *Plectodonta*, *Sphaerirhynchia*, *Isorthis*, *Dicaelosia*, *Dolerorthis*, *Ptychopleurella*, *Dictyonella*, *Grayina*, *Strophonella*, *Leptaena «rhomboidalis»*, *Lissatrypa*, *Nucleospira*, *Coelospira*, *Delthyris*, *Howellella*, *Merista*, *Meristina*, *Homeospira*, *Resserella*.

Сообщество Didymothyris: пржидол (типичные примеры описаны в отложениях Каугатума-Стейдж).

Didymothyris.

Сообщество Dubaria: венлок — пржидол (типичные примеры обнаружены в известняке Пржидол).

Dubaria.

Сообщество Eccentricosta: пржидол (типичные примеры известные в формации Кайзер).

Eccentricosta, *Protathyris*, *Leptostrophia*, *Rhynchospirina*, *Nucleospira*, *Isorthis*, *Atrypa «reticularis»*, *Howellella*, *Delthyris*, *Cupularostrum*, *Leptaena «rhomboidalis»*, *Machaeraria*, *«Schuchertella»*, *Coelospira*.

Сообщество Eocoelia: поздний лландовери — ранний венлок (глинистые сланцы Содес).

Eocoelia.

Сообщество Eoconchidium: см. Сообщества виргианинид.

Сообщество Eurypteridae: силур.

Роды эвриптерид перечислены Киельсвиг-Верингом [148].

Сообщество Euryspirifer paradoxus: эмс (типичные примеры встречены в верхней части известняка Санта-Лючия и верхней части глинистых сланцев Ла-Вид [256]).

Euryspirifer, *«Dalmanella» fascicularis*, *Athyris*, *Anathyris*. Цельность многих раковин, а также глинистый характер вмещающей породы указывают, что они обитали в сравнительно малоподвижных водах. Стратиграфическое положение этого сообщества [256] говорит о его принадлежности к бентосным комплексам 4—5.

Сообщество Favosites — массивных строматопор: силур — девон (типичные примеры описаны в пачке *B* известняка Санта-Лючия; [256]).

Цериоидные кораллы (в основном фавозитиды) и массивные строматопоры. Уоллас [256] предполагает, что это сообщество эквивалентно части «турбулентной зоны» Леконта [156, 157] и «строматопоровой рифовой банке»

Струве [239]. Массивность колоний кораллов и строматопор, а также хорошая перемытость вмещающей породы дает Уолласу [256] основание считать, что это сообщество жило в очень подвижных водах. Эта фация встречается в виде неслоистых массивных толщ. Судя по взаимоотношениям с другими сообществами, оно занимало положение вблизи границы между бентосными комплексами 2 и 3 [256].

Кальо [138] пишет, что к этому сообществу могут принадлежать организмы, встречающиеся в силурийских отложениях Эстонии. Рикард [213] приводит данные о том, что это сообщество присутствует в нижнедевонской части группы Гельдерберг, штат Нью-Йорк (например, его биостромы Манлиес) в положении бентосного комплекса 2 или 3.

«Сообщество массивных строматопор и кораллов» Нобла и Фергюсона [194] в западной Канаде, вероятно, включает сообщество *Favosites* — массивных строматопор, а также какие-то другие формы из среднедевонских слоев. Сюда же, вероятно, относится фация 1 (bii) кантабрийского девона, определенная Моханти [328].

Сообщество Globithyris: зиген — эмс (формация Томхеган представляет собой типичный пример).

Globithyris. Флад (см. работу Талента и др. [241]) обнаружил целые раковины *Globithyris* в ассоциации со спириферидами, ринхонеллидами и хонетидами в карбонатных породах Нового Южного Уэльса. Это сообщество коренным образом отличается (большим таксономическим разнообразием) от малоразнообразного сообщества *Globithyris* субпровинции Аппохимчи и Мальвино-каффрского царства. Возникает предположение, что австралийское сообщество *Globithyris* эволюционировало независимо, хотя Флад и не считает, что оно по своей морфологии сколько-нибудь отличается от сообщества *Globithyris* других мест или что его экологические требования были специфическими. Во всяком случае, нам кажется необоснованным относить австралийское сообщество *Globithyris* к одноименному сообществу, известному в других местах.

Сообщество Gracianella: венлок — пржидол (типичные примеры описаны в известняках Робертс-Маунтинс).

Gracianella. Сообщество *Gracianella* встречается вместе с сообществом *Dubaria* в Карнийских Альпах в Валентинерторле, но в других местах — отдельно, и, вероятно, оно было обитателем малоподвижных вод.

Сообщество гипидулинид: лудлов — фран (известняк Бекрафт).

Все многочисленные виды и рода гипидулинид встречаются в изобилии сами по себе. Многочисленный род *Zdmir* царства Старого Света — прекрасный пример этого, относящийся к живету [54].

Сообщество Harringtonina: венлок — лудлов (силурийские отложения в Прекордильера-де-Сан-Хуан).

Harringtonina, *Castellaroina*, *Australina*, *Protochonetes*.

Сообщество Heterorthella: лландовери — лудлов (песчаник Катави).

Heterorthella.

Сообщество Hipparionyx (по Буко и Джонсону [42] — сообщество Биг-Шелл): зиген (песчаники Орискани — типичный пример).

Крупные экземпляры *Acrospirifer*, *Costispirifer*, *Hipparionyx*, *Rensselaeria*, *Leptocoelia*, *Beachia*, *Meristella*, *Leptostrophia*, *Platyorthis*.

Сообщество Holorhynchus: см. Сообщества виргианинид.

Сообщество гомоланотид — Plectonotus: силур — живет (характерные примеры известны в песчанике Чапмен).

Виды рода трилобитов *Homolanotus* и беллерофонтидных родов *Plectonotus*.

Сообщество Hughmilleriidae — Stylonuridae: венлок — девон.

Перечень родов эвриптерид Hughmilleriidae и Stylonuridae приведен Киелльсвиг-Верингом [148].

Сообщество Hyattidina: поздний лландовери — венлок (характерные примеры содержатся в известняках Рейналес).

Hyattidina.

Сообщество Karpinskia: зиген — эмс (массивные известняки на Урале и на Алтае).

Karpinskia (сообщество, обитающее в условиях малоподвижных вод, о чем свидетельствуют сросшиеся особи и наличие множества мелких экземпляров). Обнаружены в Уральской области.

Сообщество Kirkidium: см. Сообщества пентамеринид.

Сообщество пластинчатых строматопор: силур — девон (характерный пример — пачка *B* известняка Санта-Лючия [256]).

Пластинчатые формы роста кораллов и строматопор. Уоллас [256] предполагает, что это сообщество эквивалентно «Турбулентной зоне» Леконта [56, 57]. Он считает, что положение этих сообществ и большое количество терригенного материала во вмещающей породе говорят об их обитании на несколько меньшей глубине и в менее подвижных водах по сравнению с сообществом массивных строматопор — *Favosites* (этот вывод согласуется с выводом Леконта). Взаимоотношения с другими сообществами позволяют его отнести к бентосному комплексу 3 [256]. Кальо [138] упоминает о формах в силуре Эстонии, возможно относящихся к этому сообществу. Эта фация, вероятно, представлена в нижнем девоне Аппалачей пачками 1 и 2 известняков Бек-Понд [49, 50]. Нобл и Фергюсон [194] отмечают присутствие этого сообщества в среднедевонских отложениях на западе Канады.

Сообщество Leptathyris: эйфель (характерные примеры содержатся в эйфельских карбонатных породах Невады).

Leptathyris circula (встречаются в небольших количествах и другие таксоны, но численность особей невелика [131]).

Положение сообщества *Leptathyris* в последовательности бентосных комплексов точно не определено, но сходство его таксономического разнообразия с сообществом *Warrenella* говорит о том, что оно, вероятно, относилось к комплексу 4 или 5.

Сообщество Linoporella: нижний лландовери Эстонии и, возможно, верхний лландовери Уэльского бордерленда. Нижний лландовери Эстонии [216] — типичный пример.

Platystrophia, *Clintonella*, *Leptaena*, *Ptychopleurella*, *Furcitella*, *Stegerhynchus*, *Parastrophinella*, *Atrypopsis*, *Dictyonella*, *Savageina*, *Triplesia*, *Linoporella*, *Spirigerina*, *Cryptothyrella*, *Hesperorthis*, *Fardenia*, далманеллиды.

Сообщество Maoristrophia: жедин — эмс (типичные примеры описаны в верхней части формации Маунт-Айда и глинистых сланцах Марадана).

Maoristrophia, *Leptaena*, ортотетации, строфеодонтиды, ринхоспириды, сферииринхиды, *Atrypa*, *Eospirifer*, *Howellella*, *Notoleptaena*, *Lissatrypa*, *Dolerorthis*, *Skenidioides*, *Dicaelosia*, *Isorthis*, *Strophonella*, *Resserella*, *Dalejina*, *Megakozlowskiella*, *Plectodonta*.

Сообщества микрокардиналид: лландовери — венлок (типичный пример — формация Блэкгам).

Микрокардиналиды или *Plicostricklandia* (но не оба вместе). Тесная ассоциация *Microcardinalia* и *Pentameroides* в северном Мичигане (формация Корделл) и восточном Висконсине (Бейлис-Харбор), а также в формации Лейктаун на юго-западе дает основание предполагать, что сообщество микрокардиналид в позднем лландовери перекрывало границу между бентосными комплексами 3 и 4. *Plicostricklandia* (венлокская микрокардиналида) не часто ассоциируется с *Pentameroides* или с родственными ей формами. В Мичигане, Висконсине и на юго-западе вышеуказанные формы, возможно, обитали где-то на границе между бентосными комплексами 3 и 4.

Сообщество *Mutationella I*: зиген (типичный пример — формация Тарратин).

Mutationella, *Chonostrophiella*, *Leptostrophia* или *Protoleptostrophia*, *Meristella*, *Acrospirifer*, *Leptocoelia*, *Salopina*, *Platyorthis*.

Сообщество Mutationella II: жедин — зиген (песчаник Чапмен).

Mutationella или *Mendathyris*.

Сообщество Mutationella III: эмс (типичный пример — базальный песчаник Икла).

Scaphiocoelia или *Pleurothyrella*.

Сообщество Nalivkinia: силур (типичные примеры известны в силуре Кузнецкого бассейна).

Nalivkinia.

Сообщество Nereites: силур — девон (типичные примеры известны в формации Уотервилл).

Множество следов нереитовых таксонов. Следы группы нереитовых обычно ассоциируются с отложениями флишевого типа, встречающимися мористее бентосного комплекса 5, обычно с остатками пелагического сообщества типа граптолитов. Сообщество *Nereites* является доказательством наличия мягкотелых метазоя.

Сообщество нотаноплид: жедин — эйфель (многие стратиграфические подразделения в районе Мельбурна, Виктория, и в районе Ориндджа, Новый Южный Уэльс).

Notanoplia, *Boucotia* или *Callicalyptella*.

Сообщество Notiochonetes: эмс (типичные примеры описаны в известняке Боккефельд).

Notiochonetes, *Australocoelia*, «*Schuchertella*», *Meristelloides*.

Сообщество Notoconchidium: жедин — зиген (типичный пример — кварцит Флоренс).

Notoconchidium, ринхоспириниды.

Сообщество лингулоидно-орбикулоидных брахиопод.

Разные таксоны орбикулоидных и лингулоидных брахиопод [55].

Сообщество ортоцерасового известняка: венлок — девон (широко распространено в Европе и северной Африке [25]).

Цефалоподы с прямой раковиной, «чешские» двустворчатые моллюски, *Hercynella*, остатки криноидей (многочисленные *Scyphocrinus* в слоях пржидола). По данным Берри и Буко [25], это сообщество тесно связано с пелаги-

ческим сообществом. Силурийско-девонское сообщество ортоцерасового известняка с точки зрения условий обитания не похоже на сообщества раннего ордовика, в которых преобладали наутилоидные цефалоподы и гастроподы [16], хотя вполне возможно, что некоторые из более молодых таксонов имеют предков среди ранних таксонов.

Пелагическое сообщество: силур — девон (типичные примеры известны в формации Роуд-Ривер).

Граптолиты, акритархи, дакриоконаридные тентакулиты, конодонты, хитинозоа, аммониты, радиолярии, вероятно залегающие не «in situ» бентические раковины. Термин «палагическое сообщество» подробно рассматривал Буко [38]. Он был также использован Циглером и Буко (см. [17]). Еще раньше к «пелагическому сообществу» относили сообщество ортоцерасового известняка. Под пелагическим сообществом понимают скопление ископаемых остатков планктонных и активно двигавшихся организмов, отложившихся на морском дне на глубинах ниже тех, на которых обитали бентические раковинные формы. Иными словами, это сообщество можно встретить на больших глубинах, чем те, на которых в силуре — девоне обитало сообщество морских звезд бентосного комплекса 6 или сообщество ортоцерасового известняка, относящееся к комплексу 4 или 5. Термин «пелагическое сообщество» не имеется в виду относить к ассоциациям планктона или активно двигающихся форм, осаждавшимся в условиях сравнительного мелководья вместе с бентосом или без него (в некоторых особых случаях — в лагунах, где бентос отсутствует). Мелководные отложения чистого планктона и подвижных форм обычно можно распознать на основе глубинной зональности планктона. Например, нижняя часть лландоверийской формации Росс-Брук в Новой Шотландии практически не содержит ископаемых остатков, за исключением граптолитов (как климакограптид, так и монограптид), но состав граптолитовой фауны ясно показывает, что по глубине она относится к бентосным комплексам 2—3. По этой причине ее не называют пелагическим сообществом. Если бы была разработана схема распределения по глубине планктонных форм для каждого интервала времени, то было бы гораздо легче (при наличии полного отбора фауны) разработать шкалу относительных глубинных положений, которая помогла бы решить, можно ли считать то или иное сообщество пелагическим.

Когда мы сможем с большей точностью определять остатки планктонных сообществ, то, что мы здесь называем пелагическим сообществом, вероятно, получит специальный термин. Более мелководные сообщества планктонных организмов получат свои собственные названия. Иначе говоря, пелагическое сообщество, так как мы понимаем его в этой книге, представляет собой сравнительно глубоководное сообщество планктонных организмов, которое по своему таксономическому составу контрастирует с другими, более мелководными ассоциациями планктонных форм.

Буко ранее [38] указывал, что кембрийские — раннеордовикские фауны агностид относятся к пелагическому сообществу (что более конкретно обосновал Робинсон [214]). Уоллас (письменное сообщение, 1972 г.) предлагает включить сюда также девонские ассоциации аммонитов *Buchiola* (Буко [38] относил сюда скопления девонских аммоноидных в сланцах Виссенбахер).

Нобл и Фергюсон [194] сообщают о находках типичных остатков пелагического сообщества в среднедевонских отложениях западной Канады. Присутствие в их пелагическом сообществе многочисленных лингулоидных подчеркивает, что простое скопление лингулоидных не доказывает присутствия бентосного комплекса 1; чтобы прийти к такому заключению, необходимо изучить всю фауну, а также характер физической геологии и общую картину размещения литофаций. Лингулоиды — обитатели самых разных глубин как в прошлом, так и в настоящее время.

13—0214

Черные, богатые стилиолинидами глинистые сланцы девона Восточно-Американского царства относятся к пелагическому сообществу, так же как и очень сходные с ними глинистые сланцы Чаттануга и их эквиваленты в других частях Северной Америки (глинистые сланцы Вудфорд и др.).

Сообщества пелеципод: силур — девон (типичные примеры известны в группе Арисейг).

Зарывающиеся пелециподы. Термин «сообщества пелеципод» в том значении, как он употребляется здесь, относится только к сообществам инфауны, в которых преобладают двустворчатые моллюски бентосных комплексов 1 и 2. В силурийско-девонских отложениях имеются и другие сообщества, где преобладают двустворки, но мы их здесь не рассматриваем [примером их может служить связанное с рифами силурийское сообщество *Megalomus*, обитавшее в малоподвижных водах (судя по обычно сомкнутым створкам) в Северной Америке].

Сообщества пентамеринид: поздний лландовери — пржидол (формация Саламони).

Pentamerus, *Pentameroides*, *Kirkidium* или любой другой род Pentamerinae, но по отдельности.

Сообщество Pentamerus: см. Сообщества пентамеринид.

Pentamerus и *Pentameroides* не встречаются вместе, за исключением нескольких местонахождений, например в доломите Скулкрафт, в котором эти формы постепенно переходят друг в друга как члены одного вида, точка дивергенции двух родов.

Сообщество Pentlandella: поздний лландовери (слои в Хэзуэлл-Бёрн, Пентленд-Хилс, Шотландия).

Pentlandella. Сообщество *Pentlandella* состоит в основном из особей *Pentlandella* в виде целых раковин или разрозненных створок, содержащихся в тонкозернистой породе.

Обычно они встречаются почти всегда в виде однотаксонного сообщества, но могут ассоциироваться с *Atrypa «reticularis»* и некоторыми другими таксонами. Распространение *Pentlandella* на площади от Прибалтики до Британских островов, где она всегда была редкой гостьей, напоминает распространение в позднем силуре более многочисленного рода *Dayia*. Судя по ее связям и стратиграфическому положению, она обитала, вероятно, в комплексе 2 или(и) в самой мелководной части комплекса 3.

Сообщество фацелоидных кораллов — рамозных альвеолитов: силур — девон (типичные образцы описаны в толще *А* известняка Санта-Лючия [256]).

Фацелоидные кораллы и рамозные альвеолиты. Уоллас [256] указывает, что это сообщество ассоциируется с высоким процентом терригенного материала, что кораллы обычно встречаются в прижизненном положении и что отсутствие каких-либо признаков действия течений указывает на то, что они были обитателями малоподвижных вод. Взаимоотношения их с другими сообществами позволяют их отнести к бентосному комплексу 3 или 4 [256].

Сообщества такого типа часто встречаются в силурийских отложениях северного полушария. Это сообщество представлено во многих коралловых фациях в нижнем и среднем девоне Восточно-Американского царства, а также в Европе.

Сообщество фацелоидных кораллов — рамозных альвеолитов, вероятно, почти эквивалентно сообществу ветвистых табулятоморфных кораллов, о присутствии которого в среднем девоне западной Канады сообщали Нобл и Фергюсон [194].

К сообществам фацелоидных кораллов — рамозных альвеолитов, по-видимому, относится также сообщество *Spinatrypina — Thamnopora* [136], обнаруженное в Неваде в формации Телеграф-Каньон, относящейся к эйфелю и богатой такими формами, как *Cryptatrypa*, *Spinatrypina*, *Emanuella* и *Thamnopora*. Присутствие большого процента целых раковин брахиопод (причем некоторые из них находятся в прижизненном положении на кораллах), так же как и микрокальцитовая вмещающая порода (вероятно, литифицированный ил), указывает на обитание их в малоподвижных водах. Сообщество *Spinatrypina — Thamnopora*, вероятно, занимало положение бентосного комплекса 3 или 4. К этому сообществу относится фация IV кантабрийского девона, определенная Моханти [328].

Сообщество Platymerella: см. Сообщества виргианинид.

Сообщество Platyorthis — Proschizophoria: жедин (типичные местонахождения известны в кристаллических сланцах Мондрепюи).

Platyorthis, *Proschizophoria*, *Mesodouvillina*, «*Schuchertella*», *Howellella*, *Podolella*.

Сообщество Platyschisma: пржидол (слои *Platyschisma*) в Уэльском бордерленде).

Platyschisma. Эта гастропода с плоскозакрученной спиралью присутствует в больших количествах в даунтонских слоях Уэльского бордерленда. Большие скопления ее были найдены также в прибрежной части штата Мэн. Сообщество *Platyschisma* не упоминается нигде, кроме как в слоях пржидола, но это может быть следствием недостатка внимания к слоям, содержащим гастроподы, а также небольшой вероятности сохранения солоноватоводных фаций.

Сообщество Plicoplasia (по Буко и Джонсону — сообщество Гленери [42]): зиген (типичный пример — известняк Гленери).

Средние до мелких особи *Acrospirifer*, *Costispirifer*, *Hipparionyx*, *Leptocoelia*, *Beachia*, *Meristella*, *Leptostrophia*, *Platyorthis*, *Plicoplasia*, *Pegmarhynchia*.

Сообщество Prosserella: эйфель (типичный пример — формация Детройт-Ривер).

Prosserella. Сообщество малоподвижных вод с малым таксономическим разнообразием, обитавшее в водах крайне высокой солености (раковины обычно целые).

Сообщество Protathyris: венлок — пржидол (типичные примеры известны в формации Хардвуд-Маунтин).

Protathyris.

Сообщество Protatrypa: ранний лландовери (типичный пример — в слоях *6a* в Малмойя, район Осло); однотаксонное сообщество, относившееся, вероятно, к бентосному комплексу 3.

Protatrypa. Раковины, относящиеся к этому сообществу, обычно представлены целыми экземплярами, встречающимися в илистой спокойноводной фации, или же разрозненными створками — как в Новой Шотландии (формация Гленко-Брук) или в северной части Ньюфаундленда. *Protatrypa* также встречается в таксономически разнообразных сообществах, включающих такие таксоны, как *Mendacella*, *Eostropheodonta mullochensis* и *Cryptothyrella* сообщества *Cryptothyrella — Mendacella*, что говорит о большой приспособляемости *Protatrypa* к разной среде.

Сообщество Quadrifarius: пржидол — ранний жедин (характерные примеры известны в формации Стонхаус).

Quadrifarius, *Salopina*, *Protocortezorthis*, *Rhynchospira*, *Protochonetes*.

Сообщество Quadrithyris: жедин (известняки в основании формации Мэндейджери-Парк; см. работы Севиджа [219, 220, 221, 222; устное сообщение, 1972 г.].

Севидж был первым, кто выделил это сообщество и определил его местонахождение в известняковой брекчии Уиндмилл в Неваде. *Cyrtina*, *Dolerorthis*, *Quadrithyris*, *Meristella*, ринхонеллиды, несколько типов *Atrypa*, *Isorthis*, *Howellella*, *Plicoplasia*, *Grayina*, *Proreticularia*.

Сообщества ренсселандид: поздний эйфель — живет (типичные примеры известны в Массенкальке).

Rensselandia, *Subrensselandia* или любой другой родственный таксон подсемейства, но встречаются только порознь.

Рейнский комплекс сообществ: жедин — эмс (многие подразделения в Арденнах и на Рейне).

Tropidoleptus, *Eodevonaria*, *Anoplotheca*, *Septathyris*, *Anathyris*, *Acrospirifer*, *Platyorthis*, *Rhenostrophia*, *Meganteris*, *Schizophoria*, *Bifida*, *Hysterolites*, «*Leptostrophia*», *Stropheodonta*, *Athyris*.

Сообщество Rhenorensselaeria: зиген — эмс (типичные примеры содержит формация Йорк-Ривер в районе горы Альберт).

Rhenorensselaeria.

Сообщество ринхонеллид: силур — девон (характерные примеры описаны в формации Клемвилл).

Разные виды, объединенные одним термином «*Camarotoechia*» (на Британских островах многие из этих форм фигурируют под названием «*Camarotoechia*» *decemiplicata*).

Сообщество Salopina: поздний лландовери — пржидол (типичный пример — слои Уитклифф).

Salopina, *Isorthis*, *Protochonetes*, *Howellella*, «*Camarotoechia*», лептострофиды. *Salopina* в нижнедевонских отложениях Невады и соседних районах не относится к сообществу *Salopina* или родственному ему сообществу, входящему в комплекс 2. Эти глубоководные виды из западной части Северной Америки (комплексы 3—5), очевидно, приспособились к условиям, отличавшимся от условий в силуре или девоне в субпровинции Аппохимчи и Мальвинокаффрском царстве. (Формы из западной части Северной Америки имеют неявственно выраженную септу, как и *S. submurifera*, и их следует объединить с экологически сходными с ними *S. crassiformis* из Подолии.)

Сообщество Salopina — Derbyina: эмс (самые верхние морские фации девона Иклы).

Salopina, *Derbyina*.

Сообщество Scolithus: палеозой.

Зейлахер [226] при описании сообществ ископаемых следов отнес сообщество *Scolithus* к прибрежным мелководным. В нашей схеме оно отнесено к бентосному комплексу 1, где оно изредка сопровождается остатками раковин. Редкие примеры этого сообщества встречаются во многих частях палеозойского разреза, включая силур и девон.

Сообщество Spinatrypina — Thamnopora: см. Сообщество фацелоидных кораллов — рамозных альвеолитов.

Сообщество Spinella — Buchanathyris: эмс (типичные примеры известны в известняках Бухан-Кейвс).
Spinella, *Buchanathyris*.

Сообщество морских звезд: силур — девон (аспидные сланцы Бунденбах).
Морские звезды.

Сообщества стрикландид: лландовери — ранний венлок (типичный пример — формация Ла-Вией).
Stricklandia или *Costistricklanda* (но только порознь).

Сообщество Striispirifer (по терминологии Буко [38] — сообщество сланцев Рочестер): поздний лландовери — лудлов (типичный пример — сланцы Рочестер).
Atrypa «reticularis», *Amphistrophia*, *Coolinia*, *Dalejina*, *Howellella*, *Leptaena «rhomboidalis»*, *Mesodouvillina*, *Meristina*, *Resserella*, *Plectodonta*, *Protomegastrophia*, *Diabolirhynchia*, *Striispirifer*, *Eospirifer*, *Strophonella*, *Trematospira*, *Sphaerirhyncha*, *Whitfieldella*, *Ancillotoechia*, *Rhynchotreta*.

Сообщество Stringocephalus: живет (типичный пример — Массенкальке).
Stringocephalus или любой другой род стрингоцефалид (но не более одного в одном местонахождении). Это сообщество брахиопод с тяжелыми раковинами встречается либо рядом с рифовыми ассоциациями, либо далеко от них в положении, характерном для бентосного комплекса 3. Оно было обитателем подвижных вод, о чем свидетельствуют обычно разрозненные створки раковин, отсортированность раковин по размерам и в большинстве случаев крупнозернистые вмещающие породы (песок и гравий).

Сообщество строматолитов: силур — девон (Уоллас [256] сообщает о наличии этого сообщества в известняке Санта-Лючия).
Строматолиты. Уоллас [256] считает, что сообщество строматолитов обитало в прибрежной зоне литорали, периодически высыхающей, для которой характерны отложение известняков с текстурой «птичий глаз» и трещины высыхания. Это сообщество примерно занимало положение бентосного комплекса 1 или располагалось несколько ближе к берегу (солоноватые воды).
Кальо [138] отмечает присутствие форм, вероятно относящихся к этому сообществу, в силурийских отложениях Эстонии. Лапорт [155] сообщает о наличии строматолитовой фации в самых низах девона Аппалачей.

Сообщества субрианинид: венлок — лудлов (типичный пример — известняк Боуспрингс).
Conchidium, *Cymbidium*, *Subriana*, *Severella* или *Aliconchidium*, но только порознь.

Сообщество тентакулитид I: жедин (типичные примеры описаны в формации Манлиес).
Howellella, лепердитиды, тентакулитидные тентакулиты [165].

Сообщество тримереллоид: лландовери — лудлов (типичные примеры изучены в доломите Гелф).
Trimerella, *Dinobolus* или *Rhynobolus* (но всегда порознь).

Сообщество Tropidoleptus: жедин — фран (типичные примеры известны в серии Гамильтон).
Tropidoleptus.

Сообщество Tuvaella: лландовери — эмс (силур Тувы).
Tuvaella, *Eospirifer*.

Сообщество «Uncinulus» orbignyanus: эмс — эйфель (типичный пример описан в верхней части известняка Санта-Лючия [256]).
«Uncinulus» orbignyanus. Стратиграфическое положение этого сообщества [256] говорит о том, что оно принадлежало к бентосному комплексу 3. Судя по небольшому таксономическому разнообразию, оно имело ограниченную среду обитания.

Нерасчлененные сообщества (бентосный комплекс 5 — рис. 3, 4 и 5): силур.
Cyrtia, *Brevilamula* в лландовери, *Clorinda* в позднем силуре, *Coolinia*, *Atrypa «reticularis»*, *Glassia*, *Resserella*, *Visbyella*, *Skenidioides*, *Dalejina*, *Leptaena «rhomboidalis»*, *Dicaelosia*, *Plectatrypa*, *Dolerorthis*, *Leangella*, *Pentlandina*, *Plectodonta*.

Сообщество Vagrania — Skenidioides: зиген — эмс (типичные примеры известны в формации Пронгс-Крик).
«Dolerorthis», *Skenidioides*, *Salopina* (типа *crassiformis*), *Muriferella*, *Schizophoria*, *Dalejina*, *Cortezorthis*, *Isorthis*, *Kayserella*, *Leptaena*, *Brachyprion*, *Cymostrophia*, *Mesodouvillina*, *Phragmostrophia*, *«Schuchtertella»*, *Aesopomum*, *Grayina*, *Gypidula* sp. 1 (Ленца), *Latonotoechia*, *Thliborhynchia*, *Cupularostrum*, *Nymphorhynchia*, *Werneckeella*, *Vagrania*, *Davidsoniatrypa*, *Atrypa*, *Desquamatia*, *Spinatrypina*, *Spinatrypa*, *Protatrypa*, *Nucleospira*, *Ambocoelia*, *Plicoplasia*, *Cyrtina*, *Reticulariopsis*, *Atrypina*, *Howellella*, *Parachonetes*.

Сообщество Vagrania — Skenidioides (перечень фауны приведен Людвигсеном [165], Ленцем и Педдером [315]) является сообществом с большим таксономическим разнообразием, относящимся к группе сообществ *Dicaelosia—Skenidioides* (рис. 35), которое принадлежит к бентосным комплексам 4—5. Широко распространено в полярных и северных районах Канады (Арктические острова, Юкон, север Британской Колумбии, пограничная область Аляски). Оно представлено также в зоне *pinyonensis* на хребте Кортез, Невада (по данным Нибура [331]); восточные части зоны *pinyonensis* относятся к различным сообществам, встречающимся в бентосном комплексе 3). Возможно, что именно из сообщества *Vagrania — Skenidioides*, по крайней мере в основном из него, появилось в среднем девоне сообщество ринхонеллид — *Warrenella*. Сообщество *Vagrania — Skenidioides*, вероятно, присутствует в нижнедевонских отложениях на Новой Земле [52], в Сибири и Средней Азии; оно, по-видимому, обитало в малоподвижных водах.

Сообщество Virgiana: см. Сообщества виргианинид.

Сообщества виргианинид: ашгилл — средний лландовери (типичный пример — доломиты Мейвилл).
Eoconchidium, *Holorhynchus*, *Virgiana*, *Platymerella*, *Borealis*, *Nondia*, *Pseudoconchidium* или *Virgianella*, но только порознь.

Сообщество Warrenella — ринхонеллиды: живет (распространено в живете западной Канады и на Западе США, особенно в Неваде).
Это сообщество выделяют также Нобл и Фергюсон [194] и Джонсон [134]. Оно занимает положение, соответствующее бентосному комплексу 4 и, возможно, 5 (более мелководное, чем пелагическое сообщество).
Warrenella, *Leiorhynchus* и прочие ринхонеллиды. Достаточное число

таксонов позволяет считать его сообществом умеренного таксономического разнообразия, но не большого.

Сообщество Zdmir: см. Сообщества гипидулинид.

Сообщество Zoophycos (*Taonurus*): девон (типичный пример обнаружен в формации Эзоп).

Taonurus caudagalli. Малоразнообразное сообщество *Taonurus* (раковинные формы отсутствуют, только редкие ископаемые следы рода *Taonurus*) встречается между сообществом *Amphigenia* и его эквивалентом, включающим *Etymothyris*, в останце Грин-Понд, штат Нью-Йорк [53]. По всей вероятности, относится к бентосным комплексам 3—5 [56]. Сохранность ходов *Taonurus* говорит о том, что содержащая их порода не подвергалась сильной переработке. Отсутствие раковин указывает на условия, неблагоприятные для роста и сохранения раковин. Это сообщество имеет довольно широкое распространение в среднепалеозойских отложениях, а также других частях геологического разреза по всему земному шару. Уоллас (письменное сообщение, 1972 г.) в примечании, относящемся к *Zoophycos* (*Taonurus*), пишет, что «эти слои никогда не содержат никаких ископаемых остатков, хотя слои, непосредственно перекрывающие и подстилающие их, могут быть набиты раковинами. Одно из предположений состоит в том, что «*Zoophycos*» (какими бы они ни были) истребили раковинные формы и что CO_3 был затем вынесен оттуда растворами. Это выглядит вполне логичным. Везде *Zoophycos* встречается в очень больших количествах». Более подробно это сообщество изучал Зейлахер [226], а Бредли [284] высказал некоторые соображения по поводу организма, которому отвечает структура *Zoophycos*.

Глава 7

Биогеографическая основа

Провинциализм или условия среды обитания. Биогеографическое или экологическое подразделение?

Разные биоты одинакового возраста можно объяснять двумя способами. Во-первых, разными могут быть условия обитания. Во-вторых, различие может быть обусловлено провинциальными барьерами, препятствующими миграции и движению фауны, в результате чего распространение многих таксонов ограничивается площадями их происхождения. Условия, способствовавшие образованию фаун, зависящих как от среды обитания, так и от провинциализма, должны были существовать бок о бок по крайней мере с начала фанерозоя. Наша задача состоит в том, чтобы проследить относительную роль и важность этих двух факторов от одного отрезка времени к другому и от одного района к другому.

В основном при решении этого вопроса исходят из предположения, что если разные биоты одинакового возраста широко рассеяны по всему земному шару (в основном на континентах, что устанавливается опробованием мелководных отложений силура — девона), то самым важным фактором являлась окружающая среда, а не провинциализм, обусловленный существованием барьеров. Если же, наоборот, разные биоты не имеют широкого распространения, то здесь определенную роль могли играть барьеры, препятствовавшие миграции. Еще раньше [38] я указывал, что при определении этих особенностей весьма важно установить, держатся ли сосуществующие фауны группами или нет. Другой способ разрешения проблемы состоит в том, чтобы определить, характеризуется ли определенный таксон широким глобальным распространением (космополитное распространение), или же таксоны, имеющие общих предков, характеризуются узким ограниченным распространением (возможно, провинциальные). Например, если широко распространенный таксон дает начало таксонам, которые также имеют широкое распространение, то можно сделать вывод, что их локальное распределение зависит только от условий среды. Однако, если широко распространенный предок дает начало ряду таксонов с ограниченным географическим распределением, то можно сделать вывод, что появившиеся барьеры привели к провинциализму. Это заключение основывается на допущении (которое должно быть правильным в общем и неправильным для небольшого процента случаев), что близкородственные потомки одного таксона не будут предъявлять к среде обитания весьма разных требований. По мере увеличения интервала времени между предком и потомком это допущение становится все более ненадежным, а по прошествии большого периода времени оно может стать бесполезным.

Биогеографические подразделения

В 1973 г. Кауфман разработал следующую количественную схему для выделения биогеографических единиц: царства содержат 75% и более эндемичных родов, области — 50—75%, провинции — 25—50%, субпровин-

ции — 10—25% и эндемичные центры — 5—10%. Усилия Кауфмана были первой попыткой количественной оценки в масштабе всего земного шара. Исследуя фауны силура — девона, я частично шел по его пути, но ввиду особенностей моих данных выявилась необходимость внести кое-какие изменения, о которых речь пойдет ниже. Следует помнить, что Кауфман не учитывал космополитных родов. В табл. 3 приведены данные об общем числе таксонов, проценте эндемичных родов и проценте космополитных родов.

Кроме того, мы обращаем внимание на число родов (космополитных и эндемичных), отсутствующих в биогеографической единице, так как во многих случаях отсутствие ископаемых является таким же важным (если даже не более важным) фактором, как и присутствие их. Вопрос отсутствия особенно важен, когда дело касается фаун, по поводу которых существует мнение, что они обитали в районах холодного климата. Например, в наше время полярная флора и фауна характеризуются в большей степени отсутствием, чем наличием (отсутствие пресмыкающихся, амфибий и многих главных плацентных групп более важно, чем наличие эндемичных таксонов из групп, имеющихся в других районах). Очевидно, значение отсутствия фауны зависит от того, насколько представительным будет образец (см. рис. 28 и обсуждение его).

Попытка следовать классификации Кауфмана ведет к некоторым несоответствиям: 1) некоторые царства не были подразделены, поскольку оказалось, что они содержат слишком много космополитных таксонов, 2) некоторые царства могут не содержать точно тот процент эндемичных таксонов, который указан в схеме Кауфмана (то же самое относится к областям, провинциям и субпровинциям), но термины эти были применены по каким-то другим соображениям (иногда ученые полагают, что в процессе дальнейших исследований эти цифры изменятся и будут соответствовать схеме Кауфмана, см. рис. 28 и его обсуждение).

Например, девонское Мальвинокаффрское царство не содержит 75% эндемичных таксонов, но необычно малое разнообразие (небольшое общее число таксонов) в отличие от Восточно-Американского царства дает право говорить, что оно также требует внимательного рассмотрения. Кроме того, следует отметить, что Восточно-Американское царство не имеет областей или провинций промежуточного уровня, а только субпровинции. Эта аномалия появилась в результате применения схемы Кауфмана, требующей присутствия определенного процента эндемичных таксонов для выделения соответствующих единиц. Схема не учитывает, что отсутствующие области и провинции фактически существуют. Такое отсутствие единообразия в определении единиц, вероятно, в большой степени объясняется сложностью действительного положения вещей.

Опыт, приобретенный в работе с биогеографическими единицами силура — девона, подсказывает, что схема Кауфмана требует некоторой модификации, а именно необходимо принимать во внимание таксономические единицы низкого ранга. В отношении последних представляется ясным, что только процент эндемичных таксонов не в состоянии должным образом подчеркнуть своеобразие подразделений с исключительно малым таксономическим разнообразием. Необходима биогеографическая классификация подразделений, которая учитывала бы как процентный состав эндемичных таксонов, так и общее число таксонов. Вполне возможно, что картина, наблюдаемая нами,— это просто противоречие между холодно- и тепловодными районами, которые потребуют несколько различной биогеографической обработки.

Работа Фишера [94], посвященная изучению разнообразия бентосных беспозвоночных вдоль восточного побережья Северной Америки, служит прекрасной иллюстрацией увеличения провинциализма мелководного бентоса, которое сопровождается резким уменьшением разнообразия по мере перехода от теплых вод к холодным.

При попытке применить схему Кауфмана возникает еще одна проблема: что делать с биогеографическими единицами, в которых процент эндемичных таксонов быстро изменяется во времени от одной его категории к другой. Есть случаи, когда субпровинция развивается в царство. Подобные изменения приводят к номенклатурным трудностям. Должны ли мы использовать один и тот же термин или разные термины для развивающейся биогеографической единицы? Прежде чем выработать твердые правила, потребуются, вероятно, более тщательные исследования других частей фанерозоя. Во всяком случае, требование Кауфмана уделять больше внимания изменению процента эндемичных таксонов во времени при определении биогеографических единиц — явный шаг вперед в деле решения наших задач.

В ранних работах по провинциализму в силуре и девоне [52, 38, 45, 135] мы употребляли термины «провинция» и «субпровинция» в весьма неопределенном смысле. Измерение терминологии в этой работе не означает, что изменилась наша концепция. Просто мы пытаемся следовать рекомендациям Кауфмана [письменное сообщение, 1972 г.] и использовать ту же терминологию, которая употребляется для мезозоя и кайнозоя.

Биогеографическая единица в морской обстановке. Нет никаких оснований считать, что мелководные и глубоководные бентос, нектон и планктон должны зависеть от одних и тех же изолирующих факторов. В таком случае при любом биогеографическом анализе, охватывающем большое число групп (обитающих в большом районе), важно, чтобы группы, потенциально зависящие от различных изолирующих факторов, рассматривались раздельно. Например, нетрудно представить себе, что тропические рифовые организмы распределены совсем иначе, чем глубоководный бентос в этом же районе. Другими словами, имеется потенциальная возможность наложения друг на друга одновременно существовавших биогеографических единиц, в основном не связанных друг с другом.

Причины возникновения провинциализма и барьеры, препятствующие миграции фауны

Основной причиной провинциализма в большинстве случаев является наличие барьеров, препятствующих миграции фауны. Однако при попытке определения причины или причин провинциализма в каждом частном случае геологи, биологи и океанографы подходят к этой проблеме по-разному, что в большой степени зависит от профессиональной подготовки, опыта и мировоззрения специалиста.

Барьеры в виде участков суши, если они достаточно велики, могут весьма действенно препятствовать скрещиванию и смешению фаун в морских обстановках, особенно в сочетании с температурными факторами, как, например, в современном Новом Свете. Такими же реальными препятствиями могут быть и температурные барьеры, непосредственно не связанные с барьерами в виде суши. Следствием таких температурных барьеров являются современные наземные и морские полярные фауны, а также фауна, находящаяся под большим влиянием Гольфстрима и Лабрадорского течения. Этот вывод подтверждается данными о таксономическом разнообразии и провинциализме [94] на восточном побережье Северной Америки, которые хорошо коррелируются с температурными изменениями. Расстояние также может служить важным фактором в разделении морских мелководных фаун с достаточно короткой личиночной стадией, если обширные глубоководные моря разделяют районы с благоприятными условиями мелководья. Расстояние в этом смысле (если моря достаточно глубоки) может играть роль фильтра, который постепенно исключает таксоны мелководного бентоса на сравнительно большом расстоянии, в результате чего фауны, обитающие в сходных

условиях на обеих концах «фильтра», окажутся изолированными друг от друга. Расстояние между платформами действует как фильтр для широко распространенных сообществ ровного дна, и даже в пределах одной и той же платформы расстояние действует как фильтр для гораздо менее широко распространенных рифовых сообществ. Мак-Артур и Уилсон [166] тщательно изучили вопросы влияния расстояния, иммиграции, скоростей эволюции и вымирания наземных организмов, обитающих на островах разной величины и удаленных друг от друга на различные расстояния. Многие из их выводов можно непосредственно применить к мелководным бентическим беспозвоночным. Возникновение барьеров может быть следствием отсутствия подходящих грунтов для бентических форм, недостатка необходимой пищи или кислорода, больших пространств вод крайне высокой солености или солоноватых или любых других факторов (физических и биологических) в пределах той или иной обстановки. Биологический барьер может даже появиться как результат существования на данной площади хорошо адаптировавшегося таксона, который препятствует распространению экологически сходного с ним таксона. Районы, характеризующиеся определенными болезнями или зараженные какими-то паразитами, могут также играть роль барьеров, ограничивающих миграцию организмов независимо от наличия физических барьеров.

Заключения о причинах провинциализма и типе барьеров, препятствовавших распространению фауны, намного усложняются, когда мы имеем дело с ископаемым материалом геологической летописи. Все, что мы можем сделать, чтобы прийти к определенным выводам,— это постараться понять, какие механизмы являются причиной появления барьеров в настоящее время, искать геологические доказательства существования таких барьеров в прошлом, а также барьеров, отличающихся, как мы полагаем, от существующих в настоящее время. И наконец, устанавливая любую корреляцию между двумя событиями (в данном случае это касается предполагаемого барьера между двумя фаунами), следует быть очень осторожным при выявлении действительной причины и не торопиться с выводами, пока не будет получено весьма убедительных доказательств.

Воды повышенной солености как барьеры, препятствующие распространению морских организмов. Распределение сообществ морских мелководных организмов, а также бентосных комплексов могут дать нам информацию об однородности условий среды, в которой они обитали.

Можно заключить, что районы с породами одинакового возраста, содержащие одинаковые сообщества животных, подвергались действию одинаковых физических явлений. Составленные Циглером и Буко (см. [17]) и Буко и Джонсоном [42] карты бентосных комплексов и сообществ животных показывают, что некоторые сообщества распространены почти по всей территории Северной Америки (прекрасными примерами являются лландоверийские сообщества *Virgiana* и *Pentamerus* и раннедевонское сообщество *Hipparionyx*). Такие же широко распространенные сообщества обнаружены в верхнем кембрии и ордовике Северо-Американской платформы, а также на раннепалеозойских платформах других континентов. У нас нет оснований считать, что эти широко распространенные сообщества имели лучшую приспособляемость к условиям среды, чем другие сообщества, которые в свою очередь позволяют предположить, что сравнительно однородные условия обитания преобладали в течение длительных интервалов времени на обширных платформах раннего палеозоя. Пытаясь понять обстановки, существовавшие на платформах кембрия — силура и девона, мы привлекаем в качестве инструмента познания распределение сообществ.

Выводы о временны́х интервалах с широким распространением однородных сообществ очень трудно согласовать с предположениями о природе

раннепалеозойских платформ и покрывавших их эпиконтинентальных морей. Многие из этих раннепалеозойских платформ имели огромную горизонтальную протяженность, до 3—5 тыс. км в диаметре, низкий рельеф, обычно сглаженные структуры, находящиеся на уровне моря или близко к нему. В течение тех интервалов времени, когда платформа была несколько ниже уровня моря (глубина воды не превышала первых сотен метров, о чем свидетельствуют обильные фауны беспозвоночных, рифовые постройки и известковые водоросли, характерные для зоны фотосинтеза), механическое смешение океанических вод у краев платформы [227] не могло поддерживать почти постоянную соленость воды на всей платформе, что необходимо для существования широко распространенных сообществ. При отсутствии постоянного движения океанических вод нормальной солености от краев платформы во внутренние части благодаря испарению во внутренних частях платформ должны были бы изобиловать эвапориты. Однако, несмотря на присутствие эвапоритовых отложений на большинстве раннепалеозойских платформ, о них нельзя сказать, что они всегда имели широкое распространение во времени и пространстве. Когда мы сталкиваемся с такими отложениями, то отмечаем, что они обычно характеризуются небольшим разнообразием фаун, живших в весьма особых условиях среды (хорошим примером является сообщество *Prosserella* в группе Детройт-Ривер эйфельского возраста). Эти фауны с небольшим таксономическим разнообразием имеют не более широкое распространение, чем сами эвапориты, как во времени, так и в пространстве. Непрерывность существования одного сообщества беспозвоночных на обширной площади платформы можно принять как свидетельство удивительно однородной среды обитания. Отсюда мы можем сделать вывод, что в течение большого отрезка времени в раннем палеозое на многих площадях платформ каким-то образом поддерживался примерно нормальный уровень солености. Здесь необходимо подчеркнуть, что обширные континентальные раннепалеозойские платформы нельзя сравнивать с относительно небольшими, открытыми шельфами, характерными для современного периода, а также для большей части послепалеозойского времени.

Итак, одна из загадок этих эпиконтинентальных морей состоит в том, каким образом могла поддерживаться нормальная соленость в центральной части большой площади очень мелководного моря. Поддержание нормальной солености в самых внутренних частях платформы при постоянном испарении можно было бы объяснить притоком пресной воды, которой просто неоткуда было взяться. Ясно, что при ограниченной циркуляции во внутренних частях эпиконтинентальных морей (где отсутствуют крупные речные источники пресной воды) соленость должна была увеличиваться [227]. В течение некоторых отрезков времени на отдельных платформах действительно происходило отложение эвапоритов в их внутренних частях, тогда как в другие отрезки времени оно не имело места.

Появляется соблазн предположить, что главным источником пресной воды на платформе, опреснявшим внутреннюю часть эпиконтинентального моря, был сток из низколежащих участков суши [227], но этот механизм мог действовать только тогда, когда такая низколежащая площадь имела большие размеры. Буко и др. [52] пытались определить максимальную площадь таких участков на раннедевонских платформах, но новые реконструкции (рис. 37—40) более реально отражают общую картину и показывают, что такие площади в позднем силуре — живете в Северной Америке либо вообще отсутствовали, либо были очень небольшими, т. е. недостаточно большими, чтобы опреснять воду на платформах. Представляется, что при отсутствии хорошей циркуляции единственным механизмом, способным в достаточной степени опреснить воду на всей платформе, чтобы обеспечить широкое распространение одинаковых сообществ на платформе и прилегающих геосинклиналях, являются дожди. В позднем силуре — живете дожди, очевидно,

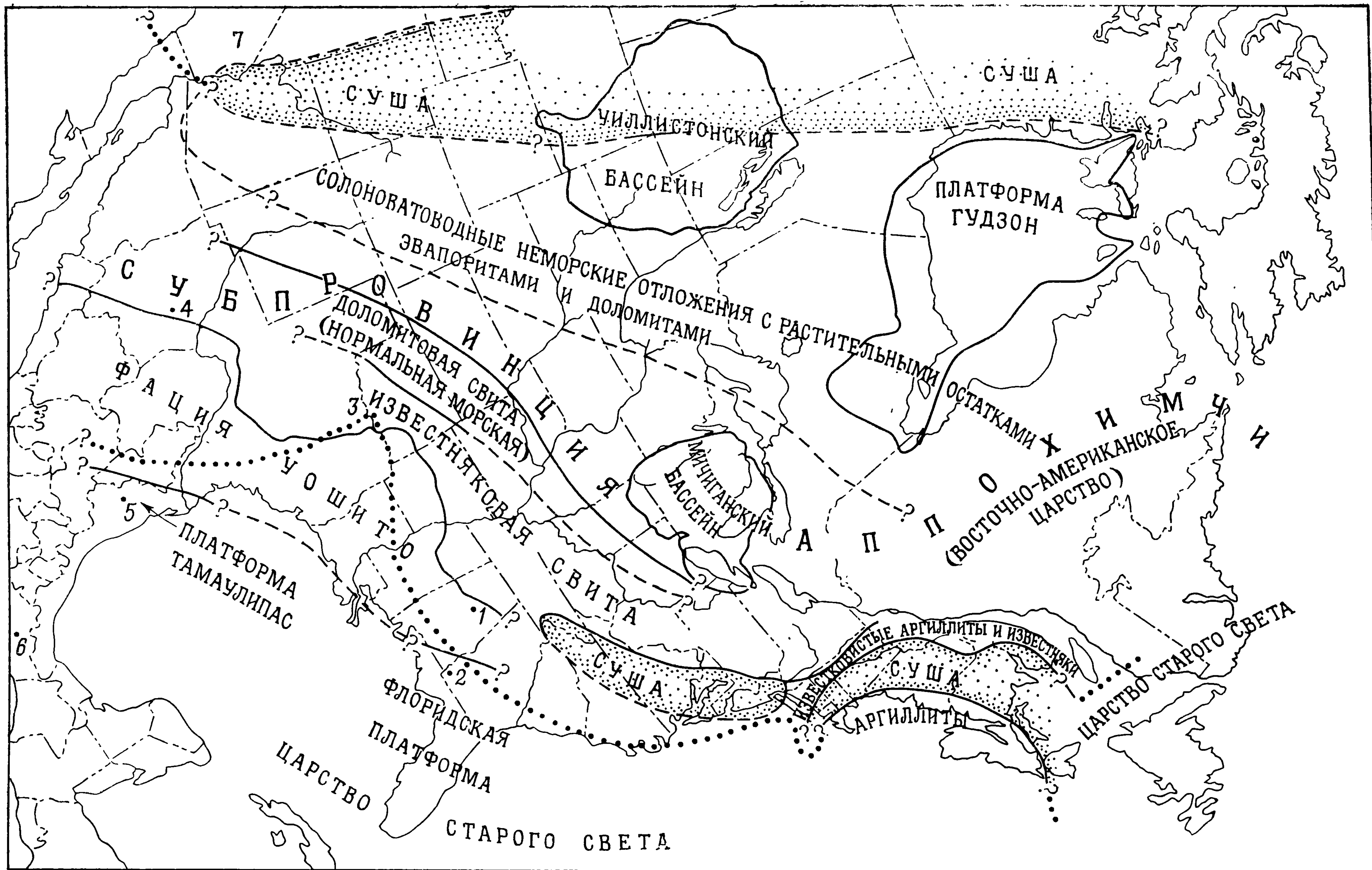


РИС. 37. Литофации и палеогеография жедина в восточной части Северной Америки [42, с изменениями].

Присутствие девонских слоистых кремнистых сланцев мощностью 120 м в округе Пекос, Техас [311], говорит о наличии фаций Арканзасского новакулита и кремнистых сланцев Кабаллос к югу от толщи известняка и к северу от пояса Уошито, которые помогают лучше связать фацию Уошито с платформой. Цифровые обозначения: *1* — серия Талладига; *2* — Нижний Коиманс, Джорджия; *3* — Терки-Крик, Оклахома; *4* — Куидад-Чиуауа; *5* — Куидад-Виктория; *6* — известняки провинции Оахака и докембрийский фундамент; *7* — царство Старого Света и Невадская субпровинция Восточно-Американского царства.

РИС. 38. **Литофации и палеогеография эмса в восточной части Северной Америки [42, с изменениями].**

Присутствие девонских слоистых кремнистых сланцев мощностью 120 м в округе Пекос, Техас [311], говорит о наличии фаций Арканзасского новакулита и кремнистых сланцев Каballос к югу от толщи известняка и к северу от пояса Уошито, которые помогают лучше связать фацию Уошито с платформой. Цифровые обозначения *1* — *6* см. в подписи к рис. 37; *7* — Кордильерская область царства Старого Света.

- - - - - *Границы литофаций*

• • • • • • *Границы биогеографических подразделений*

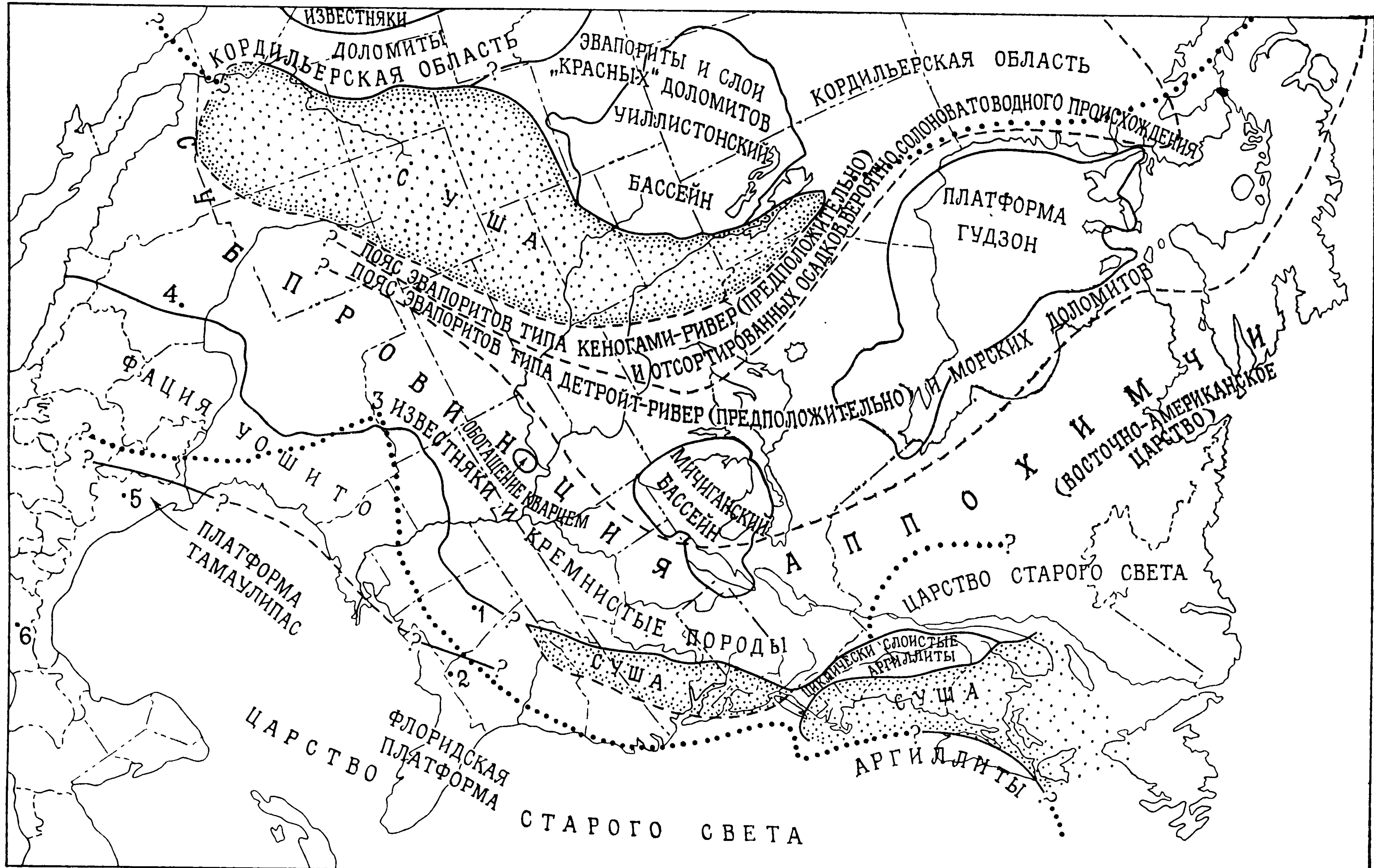


РИС. 39. Литофации и палеогеография эйфеля на востоке Северной Америки.

Присутствие девонских слоистых кремнистых сланцев мощностью 120 м в округе Пекос, Техас [311], говорит о наличии фаций Арканзасского новакулита и кремнистых сланцев Кабаллос к югу от толщи известняка и к северу от пояса Уошито, которые помогают лучше связать фацию Уошито с платформой. Цифровые обозначения *1—6* см. в подписи к рис. 37.

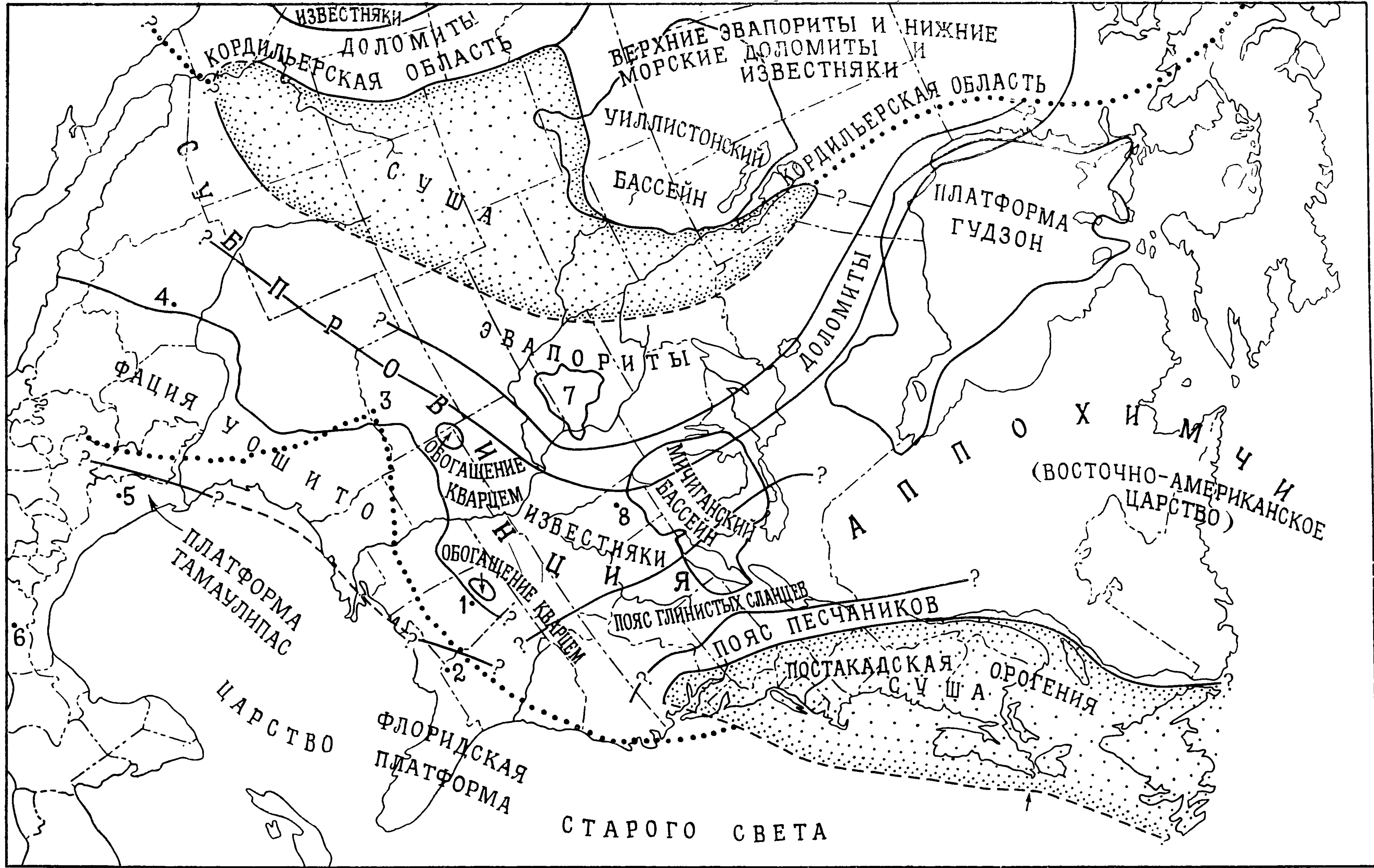


РИС. 40. Литофации и палеогеография живета (гамильтон) в восточной части Северной Америки.

Присутствие девонских слоистых кремнистых сланцев мощностью 120 м в округе Пекос, Техас [311], говорит о наличии фаций Арканзасского новакулита и кремнистых сланцев Кабаллос к югу от толщи известняка и к северу от пояса Уошито, которые помогают лучше связать фацию Уошито с платформой. Цифровые обозначения *1*—*6* см. в подписи к рис. 37; *7* — подповерхностные эвапориты Айовы; *8* — Логанспорт, Индиана (положение царства Старого Света в живете).

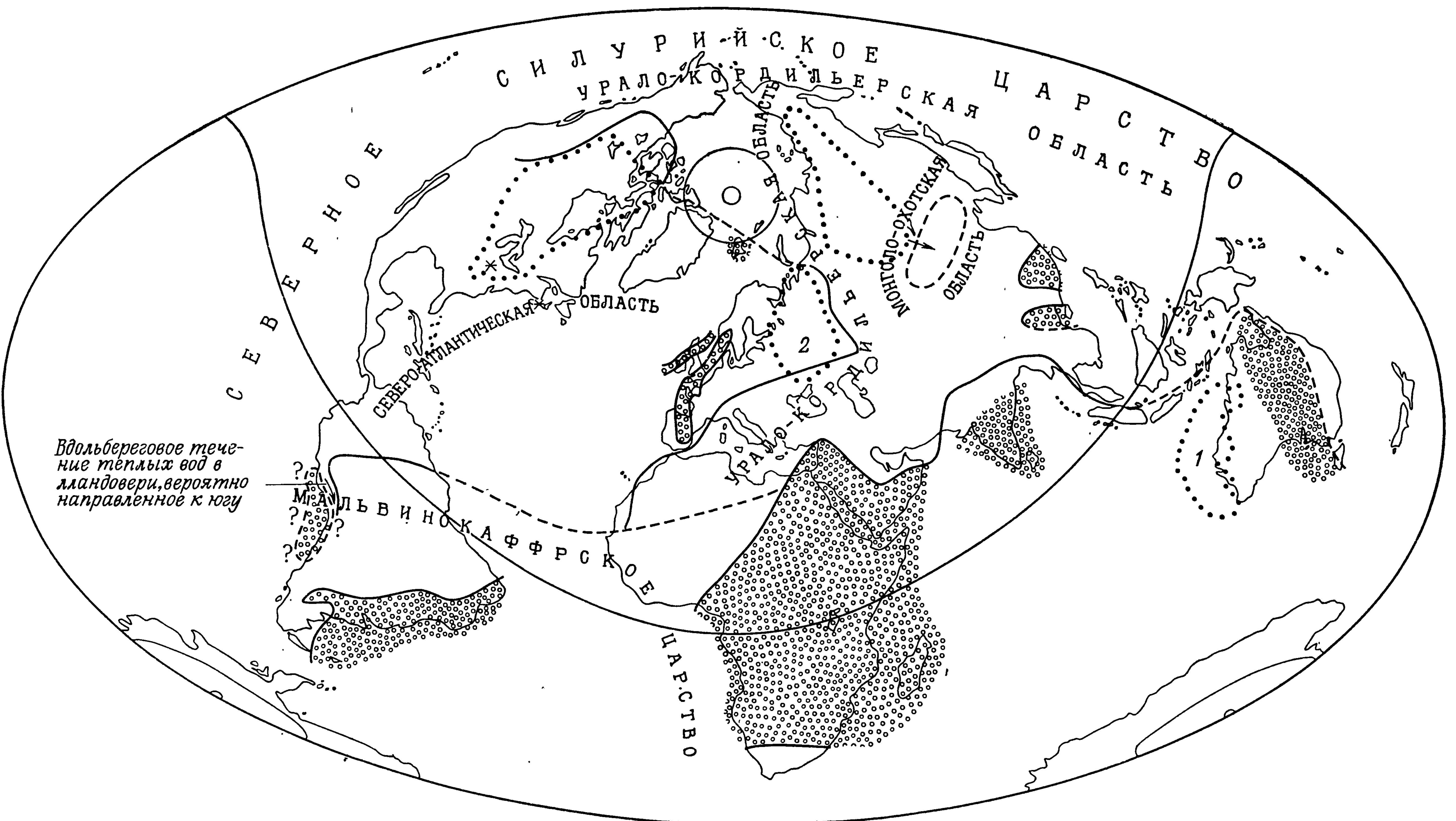
были недостаточно обильными, на что указывает широкое распространение эвапоритов.

Для районов, где распространены эвапориты, характерны интервалы времени с ограниченной циркуляцией, в течение которых скорость испарения превышала скорость привноса морской воды нормальной солености или поступление достаточного количества дождевых вод[57] и смешение их. Шоу [227] считал, что ограниченная циркуляция во внутренних частях платформы была в основном следствием трения, имевшего место в очень тонком слое воды. Второй причиной ограниченной циркуляции было, естественно, наличие рифоподобных массивов. В некоторых районах распространения эвапоритов присутствие рифоподобных массивов рассматривается как главный фактор, ограничивавший циркуляцию, но в масштабах всей платформы его, вероятно, следует считать важным фактором лишь в некоторых случаях, но не всегда. Следуя выводам Шоу, я полагаю, что приток морской воды нормальной солености во внутреннюю часть платформы, вероятно, играл весьма незначительную роль в поддержании нормальной солености. Эвапориты могли образоваться только при небольшом количестве осадков, хотя отсутствие эвапоритов не говорит о наличии сильных дождей, особенно если циркуляция воды была интенсивной. Исходя из этого, можно сделать вывод, что распределение сообществ морских беспозвоночных (сообществ, типичных для вод нормальной солености и вод крайне высокой солености) и наличие эвапоритов, оставленных эпиконтинентальными морями, должны служить доказательством относительно большой скорости испарения и ограниченной циркуляции морской воды во внутренних частях платформ. Шоу [227] весьма успешно рассмотрел вопрос об эпиконтинентальных морях и полосах литофаций, ожидаемых в условиях, при которых испарение превышает поступление пресной воды в виде дождей. Приведенные рассуждения отличаются только использованием распределения сообществ животных как показателя солености (нормальной или крайне высокой), который помогает выявить те интервалы времени и места, где дожди и циркуляция были достаточны для поддержания нормальной солености вдали от края платформы.

Если сообщество, содержавшее «нормальный» набор таксонов, было распространено по всей платформе, это могло означать, что там поддерживалась нормальная соленость. Такое допущение было бы особенно справедливо, если бы это же сообщество встречалось в геосинклинальных условиях, где нормальная соленость поддерживалась благодаря сообщению с открытым океаном. Для таких ситуаций можно сделать вывод, что осадки и циркуляция были в состоянии поддержать нормальную соленость внутри платформ. Если же большие площади эвапоритов на платформах ассоциируются с сообществами, характеризующимися гораздо меньшим количеством таксонов (далеким от «нормального»), можно сделать вывод, что поступление дождевых вод и циркуляция были недостаточными для поддержания нормальной солености и что испарение намного превосходило поступление пресной дождевой воды.

В те отрезки времени, когда на платформах происходило повсеместное отложение эвапоритов, большие массы крайне соленой воды могли служить эффективными барьерами для организмов, приспособившихся к нормальной морской воде (особенно в стадии личинок), т. е. для сообществ, обитавших на периферии районов крайне повышенной солености; это, по крайней мере частично, способствовало развитию провинциализма. Весьма показательным в этом смысле является исследование силурийско-девонской летописи.

Ранний силур — время расцвета в северном полушарии космополитных фаун, когда отдельные сообщества (сообщество *Virgiana* в начале среднего лландовери, сообщество *Pentamerus* в позднем лландовери — раннем венлоке) распространялись с одного края платформы до другого (типичным примером является Северная Америка). Для раннего силура также характерно отсут-


СЕВЕРНОЕ СИЛУРИЙСКОЕ ЦАРСТВО
УРАЛО-КОРДИЛЬЕРСКАЯ ОБЛАСТЬ
УРАЛО-КОРДИЛЬЕРСКАЯ ОБЛАСТЬ
МОНГОЛО-ОХОТСКАЯ ОБЛАСТЬ
СЕВЕРОАТЛАНТИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ
МАЛЬВИНОКАФФРСКОЕ ЦАРСТВО
Вдольбереговое течение теплых вод в лландовери, вероятно направленное к югу
1
2
I
II

ствие интенсивного накопления эвапоритов. И наоборот, начиная с позднего силура и до среднего девона происходило интенсивное отложение эвапоритов. Увеличение степени провинциализма в это время хорошо коррелируется с увеличением площади эвапоритов. Некоторые, хотя и не все, провинциальные границы проводятся по эвапоритам. Мейерхофф [182, 183] пересмотрел данные, касающиеся распределения позднесилурийских и девонских эвапоритов, и установил, что площадь распространения эвапоритов в периоды крупных континентальных оледенений минимальна и наоборот. Это положение согласуется с данными по силуру и девону. Для этого времени наблюдается совпадение периодов провинциализма у морских беспозвоночных с наибольшим распространением эвапоритов, а также совпадение периодов широкого распространения отдельных сообществ морских животных с почти полным отсутствием эвапоритов; но для позднего ордовика, для которого характерен провинциализм, наблюдались обратные соотношения.

Установленные Мейерхоффом обратные соотношения между обилием ледниковых отложений и эвапоритов на платформах можно связать с тем, что плювиальные периоды в северном полушарии являлись аналогами оледенений в южном полушарии (например, в Гондване). Отсюда вывод, что количество дождевых вод в плювиальные периоды было достаточным, чтобы предотвратить образование больших масс воды крайне высокой солености во внутренних частях платформы (этот вывод подтверждается наличием позднеордовикских — раннелландоверийских латеритов в Новой Шотландии). Данные, подтверждающие эту гипотезу, можно получить при тщательном исследовании глобального распределения сообществ животных для других периодов времени.

Наличие в северном полушарии (Арисейг, Новая Шотландия, [45]) пластов латеритов, перемежающихся с андезитовыми вулканическими породами как в позднем ордовике, так и в раннем лландовери, является неоспоримым доказательством существования площади, характеризовавшейся тропическим или субтропическим, возможно, муссонным, очень влажным климатом. С этим согласуется и наличие необычайного множества рифоподобных построек в некоторых частях северного полушария в позднем ордовике и раннем силуре (как и обычное количество рифоподобных построек в позднем силуре). Эти данные в сочетании с данными о холодном климате в южном полушарии (в Африке, Аравии и по крайней мере в большой части Южной Америки — к югу от Венесуэлы [22]) указывают на глубокие климатические изменения в позднем ордовике — раннем силуре.

С этим выводом согласуется и сравнительное обилие в северном полушарии фаций от прибрежных до неморских в многочисленных красноцветных отложениях позднего ордовика — раннего силура (формации Куинстон, Торолд, Секуачи, большая часть силурийской толщи Срединной долины Шотландии и т. д.). В охваченных оледенением районах Африки и Южной Америки красноцветные отложения этого возраста отсутствуют (железорудные залежи Запла на севере Аргентины легко связать со специфическими прибрежными условиями осаждения железа, которое может происходить как в теплом, так и в холодном климате). Солоноватоводные ордовикские

РИС. 41. Биогеография силура (ситуация в северной Африке представлена по Коксу [81] с изменениями).

Обозначены площади распространения эвапоритов позднего силура. В свете недавно полученных и еще не опубликованных данных (см. текст) границу Урало-Кордильерской области с областью Северной Атлантики в арктической зоне Нового Света следует проводить южнее прибрежного района северной Гренландии (Земля Холла, Земля Нюэбоэ, Земля Пири и далее в центральной части острова Корнуоллис.

I — площадь максимального распространения эвапоритов в позднем силуре; *II* — площадь выше уровня моря; седиментация и эрозия; *1* — некоторые эвапориты позднего силура; *2* — предполагаемые позднесилурийские эвапориты на Русской платформе; звездочка — латериты (позднесилурийские — в Огайо и раннесилурийские — в Новой Шотландии).

и силурийские песчаники неморского происхождения в северной Африке не относятся к первичным красноцветным породам (они в основном желтые и оранжевые, что является результатом сравнительно недавнего окисления и поверхностного выветривания под влиянием очень разных климатических условий).

На основе как экологических данных (Мальвинокаффрское царство Берри и Буко [19]), так и наличия ледниковых отложений между поздним ордовиком и ранним силуром [22] в силуре можно выделить область с более холодным климатом — Средиземноморье, Африка и Южная Америка от озера Титикака до области Амазонки на юге [58]. Это обстоятельство указывает, что первая половина силурийского периода (ранний лландовери — ранний венлок) характеризовалась холодным климатом в указанной выше области и более теплым климатом к северу от нее (Северная Америка, северная часть Южной Америки, северная и восточная Европа, большая часть Азии и Австралии), в которых происходило обильное накопление карбонатных осадков (преимущественно биокластического происхождения). Этот северный район в первой половине силура характеризовался обильными дождями(плювиальный период и циркуляция), поддерживавшими на континентальных платформах соленость, благоприятную для распространения на них отдельных сообществ животных с севера на юг и с востока на запад. По окончании первой половины силурийского периода ситуация изменилась: на юге все еще сохранился холодный климат, но режим дождей и испарений стал более изменчивым, о чем свидетельствует распространение эвапоритов и большая прерывистость сообществ на платформах (сухой период или более сложное распределение площадей, характеризовавшихся сильными и слабыми дождями). Нет необходимости говорить, что границы сообществ не пересекают границ фаций эвапоритов.

Еще одним косвенным доказательством этих изменений является обилие невыветрелых чешуек белой слюды и биотита в силурийских слоях обломочных пород северной Африки и центральных Анд в Перу и Боливии. Описывая силурийские породы этих двух регионов, многие геологи отмечали явное обилие в них чешуек обломочной слюды. Такая обломочная слюда известна, конечно, и в других районах земного шара, но гораздо в меньших количествах, чем в Мальвинокаффрском регионе. Обилие «обломочной» слюды можно считать свидетельством такого климата, при котором выветривание слюды происходило гораздо медленнее, чем в теплом климате (несмотря на то, что механическое выветривание, транспортировка и осаждение происходили очень быстро). Мы все еще не имеем достаточных количественных данных о такого рода обломочной слюде в региональном масштабе, но качественное впечатление согласуется с выводом о холодном климате Мальвинокаффрского региона в силуре.

Прежде всего весьма трудно объяснять увеличение степени провинциализма в силуре. С ним в самом общем виде коррелируется появление нескольких низменных участков суши в северном полушарии, т. е. регрессия, последовавшая за трансгрессией в лландовери — лудлове, и начало обширного отложения эвапоритов, свидетельствующее о наличии вод крайне высокой солености, а также обилие рифовых и рифообразных построек в венлоке и лудлове. Таким образом, увеличение провинциализма, вероятно, является результатом ряда факторов.

Мы имеем доказательства перемещения к югу северной границы Мальвинокаффрского царства (рис. 2, 25 и 41) примерно на границе силура и девона. Положение в девоне в южном полушарии Мальвинокаффрского царства (в девоне оно включало Антарктику, южную Африку и южную половину Южной Америки) сходно с его положением в силуре, за тем исключением, что его северная граница стала располагаться между бассейнами Амазонки и Параны. К северу от Мальвинокаффрского царства находятся обширные

площади (содержащие сильно провинциальные фауны) осадочных пород морского и неморского происхождения, а также многочисленные бассейны с эвапоритами (рис. 2 и 41). Совпадение высокой степени провинциализма морских беспозвоночных и широкого распространения эвапоритов дает основание предполагать, что в это время скорость испарения, режим дождей и циркуляция вод заметно отличались от преобладавших в начале силура. Поступление речных вод все еще было незначительным. Ввиду отсутствия рифов или известняков и незначительного таксономического разнообразия Мальвинокаффрское царство может рассматриваться как относительно прохладный район по сравнению с другими девонскими регионами. Однако мы не имеем доказательства существования в девоне широко распространенных ледниковых условий, подобных наблюдаемым примерно на границе ордовика и силура в северной и южной Африке и в Андском районе Южной Америки, от южной части Перу до центральной части Аргентины.

Наличие позднесилурийских — среднедевонских эвапоритов в сравнительно центральных частях Северо-Американской, Сибирской и Русской платформ говорит в пользу того, что эти платформы существовали примерно в таком же виде, в каком они существуют в наше время.

Существование Северо-Американского «континентального осевого хребта» (continental backbone), в большой степени разделявшего провинциальные фауны, начиная от северной части Мексики до полуострова Бутия на севере Канады, можно считать «причиной» провинциализма (барьер, препятствовавший миграции фаун) в раннем девоне и части среднего девона. Что касается географии в южной части (рис. 2, 37—40), то мы можем рассматривать этот «континентальный хребет» как хорошо коррелирующийся с наличием раковинных фаун в нижнедевонских отложениях Невадской субпровинции, Кордильерской области и субпровинции Аппохимчи. Однако наличие в позднем силуре — среднем девоне больших масс воды крайне повышенной солености, распространившихся далеко за пределы предполагаемого континентального массива во внутренней части Северной Америки (рис. 37—40), могло служить гораздо большим препятствием для распространения фаун (возможно, этому помогал и «континентальный осевой хребет»), чем любой «барьер» суши, вокруг которого могли перемещаться личинки морских организмов при благоприятных течениях и температурах. Механизмом эндемизма в позднем силуре — среднем девоне, повлиявшим на раковинные фауны беспозвоночных, могла быть сложная метеорологическая обстановка, при которой на платформах возникали массы воды крайне повышенной солености, которые действовали частично как барьеры, препятствовавшие распространению фаун. Однако вполне возможно (так как мы имеем здесь дело только с косвенными доказательствами), что даже эти предполагаемые барьеры солености были слишком малы, чтобы служить эффективными препятствиями для распространения фауны, и действительным препятствием был температурный барьер, связанный с течениями, а участки суши и повышенная соленость могли быть лишь дополнительными факторами. Возврат в конце девона мелководной фауны на платформах к условиям космополитизма также коррелируется со значительным уменьшением количества эвапоритов и их распределением, а также с продолжавшейся трансгрессией, но это может быть простым совпадением, а не причинной связью.

Заметное уменьшение площади эвапоритов в позднем девоне не коррелируется с оледенением, как это имеет место в раннем силуре. Однако широкое распространение черных глинистых сланцев, указывающих на наличие больших глубин (глубина 150—180, мористее и глубже бентосного комплекса 5) на больших участках некоторых платформ в позднем девоне, увеличивает возможность циркуляции воды, что могло предотвратить образование обширных водных пространств крайне повышенной солености, а также осаждение доломита. Широко распространенные черные сланцы позднего

девона — раннего карбона (глинистые сланцы Чаттануга в широком смысле и их фациальные аналоги) характеризуются фаунами, относящимися к пелагическому сообществу, и согласуются с наличием на платформах больших глубин, чем в начале этого же интервала. Однако эти глубины все же относятся к категории шельфовых, возможно, они соответствуют внешнему шельфу. Такая более интенсивная циркуляция также согласуется с космополитной природой бентической фауны более мелководных участков платформ и с ограниченным количеством доломитов.

Силурийско-девонские эвапориты и проблема доломитов. При рассмотрении факторов, действовавших как барьеры для распространения фауны в раннем палеозое, необходимо изучать характер и происхождение доломитов. Доломиты обильны и широко распространены на платформах в кембрии — силуре и в меньшей степени — в девоне, чем в остальной части фанерозоя или в докембрии. Берри и Буко [17] отмечали удивительную правильность в распределении доломитовых и известняковых толщ в силуре на Северо-Американской платформе. Буко [37] указывал на такую же закономерность в силуре на Русской и Сибирской платформах. Во всех трех случаях существует большая центральная доломитовая зона, которая первоначально была сложена большей частью биогенным карбонатом кальция, впоследствии подвергшимся доломитизации. По периферии этой обширной центральной зоны вторичного доломита находится зона известняков и известковистых глин. Переходная зона между этими двумя литофациями обычно (но не всегда) узкая. По периферии этих известковых толщ залегают некарбонатные толщи геосинклинального типа, литологически разнообразные и отражающие разнообразие обстановок. Доломит в этих геосинклинальных толщах встречается очень редко, а известняки присутствуют, хотя и в небольших количествах. Эвапориты, если они присутствуют (как, например, в верхнем силуре), залегают внутри доломитовых толщ. Таксономическая обедненность и сравнительно незначительное абсолютное количество ископаемых остатков в эвапоритах указывает на условия, неблагоприятные для разнообразных морских фаун, которые представлены многочисленными ископаемыми беспозвоночными в известняках и доломитах. Берри и Буко [17] отмечают, что не существует большой разницы между фаунами, встречающимися в доломите и в известняке. Поэтому они делают вывод, что морские воды, покрывавшие площадь, на которой накапливались доломиты и известняки, должны были быть однородными по составу. Сходство фаун беспозвоночных в известняках и доломитах с раковинными фаунами, местами ассоциирующимися с геосинклинальными толщами, дает основание предполагать, что во всех этих трех случаях формирование пород происходило в условиях морских вод нормальной солености.

Можно утверждать, что наличие сходных бентических фаун в известняках, претерпевших доломитизацию, и недоломитизированных известняках эпиконтинентальных морей, а также фаун геосинклинальных областей отражает высокую степень эвригалинности представителей части бентоса в силуре — девоне. Этот аргумент несколько ослабляется отсутствием таких бентических фаун, переслаивающихся с эвапоритами, где, без сомнения, преобладали условия сильно повышенной солености. Итак, мы вплотную подошли к вопросу о том, происходила ли доломитизация в условиях только умеренно повышенной солености, т. е. при таких концентрациях рассолов, которые не достаточны для выпадения эвапоритных минералов. Сильнейший довод против предположения о том, что умеренно повышенная соленость ассоциировалась с умеренной степенью эвригалинности бентоса, состоит в том, что едва ли такое множество групп животных приспосабливалось столь одинаково к условиям солености (кораллы, мшанки, иглокожие, брахиоподы, членистоногие, моллюски и т. д.). По-видимому, при переходе

от геосинклинальных фаций через известковые толщи к доломитовым и далее к эвапоритам никакого заметного разделения групп животных не наблюдается (в последних, конечно, имеется заметное изменение фауны и резкое уменьшение числа таксонов).

Взаимоотношения литофаций в части девонского разреза Северной Америки (рис. 37—40) указывают на обстановку, сходную с наблюдавшейся в силуре, за исключением того, что в девоне доломиты распространены меньше, а в распределении фауны проявляется провинциализм. Поэтому здесь уместно поставить вопрос, не является ли большое или малое распространение доломитовых толщ указанием на какой-то фактор, игравший роль барьера, способствовавшего развитию провинциализма. Этот вопрос включает в себя и проблему происхождения доломита.

Дискуссии о происхождении осадочного доломита продолжаются в течение многих лет. Ценгер [269] суммировал многие из современных точек зрения о следующих трех механизмах: отложение (осаждение) в процессе просачивания рассолов, капиллярная концентрация или засасывание при испарении и доломитизация в условиях супралиторали. Все три механизма зависят от наличия рассолов, богатых магнием, образовавшихся в результате испарения того или иного типа в разных морских обстановках. Они будут вкратце описаны ниже, после чего мы выскажем предположение о четвертом механизме, который, по нашему мнению, может объяснить происхождение большей части кембрийско-девонских доломитов. Этот четвертый механизм назван нами «биотической доломитизацией».

Ценгер рассмотрел доказательства в пользу существования в геологическом прошлом и в настоящее время доломитизации в условиях супралиторали. Он указывает, что такого рода доломитизация, несомненно, происходит на ограниченных площадях в настоящее время и происходила в некоторых местах в раннем палеозое. Очевидно также и то, что большинство раннепалеозойских доломитов образовалось в сублиторальных условиях. Точку зрения Ценгера подтверждает распределение сообществ животных, почти полностью сублиторальных по своему характеру (по крайней мере организмов из бентосных комплексов 3—5), на большей части раннепалеозойских платформ, для которых характерно такое обилие доломита.

Клауд и Барнс [80] дают подробный обзор распространения и характера осадочных доломитов. Они пришли к выводу, что большинство данных говорит в пользу постседиментационного замещения, происходившего сразу же после осаждения карбоната кальция. Их выводы согласуются с результатами нашего исследования силурийских доломитов, которое мы предприняли в связи с изучением сообществ животных [17].

Хсу и Зигенталер [123] рассмотрели еще один механизм образования доломита — капиллярную концентрацию, или «засасывание при испарении». Доказательств в пользу этого механизма не больше, чем в пользу супралиторальной доломитизации, так как основная масса этих доломитов образуется глубже приливо-отливной зоны.

Далее рассмотрим доказательства в пользу доломитизации при просачивании рассолов. Объем эвапоритовых минералов в силурийских отложениях Мичиганского бассейна, платформы Гудзон, в Уиллистонском бассейне, а также северной части острова Баффинова Земля [243], севера Британской Колумбии [103] и Юкона [124] абсолютно несовместим с предположением о полном испарении на месте морских вод нормальной солености. Особенно обращает на себя внимание отсутствие в этих отложениях больших количеств калиевых и магниевых эвапоритовых минералов, равно как и чрезмерное обилие гипса и ангидрита по сравнению с галитом. Иначе говоря, для объяснения исчезновения очень больших объемов рассола, обогащенного калием и магнием, и обогащения оставшегося рассола сульфатом кальция (в противоположность хлористому натрию) следует привлечь какой-то

механизм. Рассмотрим несколько возможных механизмов. Во-первых, возможно, что тяжелые растворы, богатые этими элементами, а также другими составляющими рапы, могли стекать по морскому дну обратно в океан. Такая возможность считается маловероятной, так как весьма маловероятна возможность сохранения стратификации по плотности на обширной территории между областью, где рассолы концентрировались, и собственно океаном, так как существует возможность постоянного перемешивания с вышележащими слоями морской воды нормальной солености под действием ветровых и приливных течений и волнений. Еще одно возражение против этого предположения состоит в том, что наличие таких рассолов высокой плотности и повышенной солености, движущихся обратно по дну мелкого моря в открытый океан, должно бы подразумевать существование своего рода каналов, неблагоприятных для бентоса, живущего в условиях нормальной солености. Существование таких каналов или участков не установлено. Вторая возможность — селективный вынос наиболее растворимых минералов после их осаждения, особенно в периоды поднятий, сравнительно широко распространенных в среднем девоне. Это второе предположение считается маловероятным, так как, хотя оно и помогает объяснить выборочный вынос некоторых минералов, находившихся в начале среднего девона на дневной поверхности или вблизи нее, оно не может объяснить их отсутствия на глубине на тех участках, где позднесилурийские эвапориты имеют сравнительно большую мощность и недоступны для растворения. Кроме того, этот второй механизм не в состоянии объяснить большой дефицит как калиевых, так и магниевых эвапоритовых минералов, обнаруженный в среднедевонских и в меньшей мере в верхнедевонских эвапоритовых толщах, которые также недоступны для растворения. Третий механизм подробно описан Адамсом и Родесом [1] на примере довольно обширного пермского бассейна, а Деффейесом и др. [88] на примере небольшого острова Бонайре в Карибском море, а также Фишером и Родда [96] на примере меловых отложений Техаса. По их мнению, доломитизация происходила в процессе просачивания испаряющихся рассолов сквозь слабо консолидированный высокопористый, сильно проницаемый, почти одновременно отлагавшийся биогенный карбонат кальция (обломки скелетов организмов) еще до его литификации. В сущности, эти авторы предполагают, что тяжелые рассолы, оставшиеся в лагунах после того, как из них выпали в осадок галит, гипс, кальцит и ангидрит, находят на дне, в дне или по краям лагуны каналы, по которым они просачиваются через неизменные биогенные накопления карбоната кальция. При просачивании через биогенный материал обогащенных магнием рассолов большая часть содержащегося в нем кальция замещается и образуется доломит, после чего рассолы в конце концов находят дорогу обратно в морской бассейн с нормальной соленостью. Авторы этих работ не говорят о судьбе избытка калия, присутствовавшего в этих рассолах на их обратном пути из лагуны, где имело место испарение, в открытое море. Вполне возможно, что значительная часть калия могла обогатить фракции глинистых минералов, ассоциирующихся с органогенными накоплениями карбоната кальция или глинистые минералы подстилающих слоев, если первые были проницаемыми. Во всяком случае, этот механизм отложения (осаждения) в процессе просачивания, если его рассматривать в более широком масштабе, а не для объяснения отношений, наблюдаемых в отдельном бассейне осадконакопления или в небольшой лагунной области, вполне приемлем для объяснения широкого распространения доломитовых толщ, окаймленных известняковыми, на раннепалеозойских платформах земного шара (данные по силуру Северной Америки, представленные Берри и Буко [17], очень мало отличаются от данных Гарриса [118] и Лохман-Балка [163] по кембрию и ордовику Северной Америки, а также от данных по девону Северной Америки, показанных на рис. 37—40, и по раннему палеозою Русской и Сибирской плат-

форм). Главный вопрос, на который предстоит ответить,— могут ли тяжелые рассолы с точки зрения науки о вязкости продвинуться на сотни километров, просачиваясь через слабо консолидированный биогенный материал, залегающий на исключительно пологом склоне!

Еще один возможный способ доломитизации (который согласуется с палеоэкологическими данными), указывающий на сходные морские обстановки в местах накопления как известняков, так и доломитов, а иногда и в пределах геосинклиналей, связан с деятельностью подземных вод в периоды поднятий, имевших место через какое-то время после отложения осадков [349, 104]. Однако эта концепция доломитизации, происходившей значительно позже отложения, несомненно правильная в некоторых особых случаях, поднимает проблемы, которые не очень согласуются с тем, что известно о распределении доломита. Установлено, что все широко распространенные карбонатные отложения на платформах со времени их образования несколько раз испытали периоды поднятий. Раннепалеозойские отложения Северо-Американской, Сибирской, Русской и Австралийской платформ во время таких периодов поднятий неоднократно оказывались над уровнем моря, где они могли подвергаться воздействию грунтовых вод. Первая проблема, возникающая в связи с концепцией изменения под действием грунтовых вод в периоды поднятий,— это большая концентрация осадочного доломита в кембрии — силуре (небольшая — в докембрии), гораздо меньшая в девоне (основная часть в нижнем девоне) и очень малая по сравнению с кембрием — силуром в последевонских отложениях. Весьма трудно представить себе процессы поднятия и деятельности грунтовых вод, которые вызвали бы резкое уменьшение образования доломита в последевонских (в сущности, в посленижнедевонских) отложениях, так как имеются веские доказательства многочисленных периодов поднятий и эрозии в очень больших масштабах в пермо-карбоне и мезозое. Если этот механизм изменения под действием грунтовых вод действительно имел место, то остается загадкой также низкое значение отношения доломитов к известнякам в докембрийских толщах. Кроме того, существует проблема изменения во времени положения границы известняков с доломитами. Представляется, что эта граница в процессе геологической истории смещалась по отношению к центральной части континента: в одни отрезки времени она располагалась дальше от центральной части, а в другие — ближе к ней.

Если бы поднятие, сопровождаемое изменениями, связанными с деятельностью грунтовых вод, было главной причиной доломитизации, то можно было бы обнаружить сконцентрированный на площади центр или центры доломитизации, независимые от времени. То, что доломит редко встречается в породах геосинклиналей независимо от их возраста,— еще одно свидетельство, что доломитизация известняка в период после поднятия не была главной причиной широкого распространения доломитов в кембрии и силуре. (Хотя известняки не являются самыми важными породами геосинклинальных толщ, они присутствуют в них в достаточном количестве и довольно широко распределены географически и во времени, так что редкая встречаемость доломитов в геосинклинальных толщах не соответствует данной концепции.)

Рассмотрев четыре возможных механизма доломитизации (каждый из которых, разумеется, мог действовать в определенных условиях), мы пришли к выводу, что с их помощью нельзя объяснить широкое распространение больших масс доломитизированных карбонатных пород, отложившихся в сублиторальной зоне на платформах и не ассоциирующихся с эвапоритами. Мы должны найти такой механизм доломитизации, действие которого распространялось бы на всю платформу и который не предусматривал бы изменения химического состава морской воды, поскольку окаменелости в толщах известняков, геосинклинальных отложениях и доломитовых толщах (не счи-

тая случаев, где доломиты переслаиваются с эвапоритами) в основном идентичны. Этот механизм должен объяснить необычно высокую концентрацию и обилие таких доломитов в кембрии и силуре, меньшую их концентрацию в девоне и гораздо более низкую концентрацию и распространение в остальной части фанерозоя, а также в докембрии. Ниже приведено описание такого механизма, названного биотической доломитизацией.

Резонно предположить, что в силурийских и девонских эпиконтинентальных морях, в областях с затрудненной циркуляцией и ограниченной связью с океаническим бассейном извлечение из воды кальция организмами, строящими свой скелет из карбоната кальция, должно оказывать заметное влияние на отношение магния к кальцию. Возможно, что в таких местах это отношение увеличится настолько, что станет возможной по крайней мере частичная доломитизация легко проницаемого органогенного обломочного карбоната, залегающего на дне моря. В течение каких-то временны́х интервалов, например в раннем силуре (тогда, по имеющимся у нас данным, эвапоризация не была широко распространена, и поэтому мы не можем предположить существование богатых магнием рассолов, образовавшихся при формировании эвапоритов), биотическая деятельность сама по себе может обусловить такие отношения магния к кальцию в морской воде, которые достаточны, чтобы доломитизировать, по крайней мере частично, органогенно-обломочный карбонатный материал, находящийся на дне моря. В определенном смысле такая биотическая доломитизация могла оказывать буферное действие для поддержания близкого к равновесному отношения магния к кальцию; при этом раковины живых организмов были защищены от доломитизации своим наружным слоем типа периостракума до тех пор, пока он (т. е. периостракум) не исчезал, что обычно имело место после смерти животного. Однако доломитизация органогенного детрита на дне моря, кроме растворения недоломитизированного материала, могла восстановить нормальное отношение магния к кальцию в морской воде до того, как она достигла стадии, оказавшей неблагоприятное с точки зрения физиологии влияние на живые организмы. Таким образом, мы можем рассматривать такую биотическую доломитизацию как саморегулирующийся механизм, способный в условиях ограниченной циркуляции поддерживать почти равновесное отношение магния к кальцию.

Такая частичная доломитизация известкового детрита на морском дне, вероятно, сама по себе не может служить объяснением обширного доломитообразования на кембрийско-силурийских платформах. Важным дополнительным фактором в этом процессе является низкая растворимость доломита по сравнению с кальцитом, магнезиальным кальцитом и арагонитом, слагающими скелеты известковых организмов. Растворимость компонентов в морской воде уменьшается в следующем порядке: магнезиальный кальцит ($<5\%$ Mg) — арагонит — кальцит — доломит. Разная растворимость будет способствовать образованию доломитовых донных осадков, тогда как известковый материал со дна будет переходить в придонную морскую воду. Через какой-то промежуток времени после многократного повторения таких циклов должен образоваться сильно обогащенный доломитом осадок. Уже отмечалось, что из-за повторного растворения известковый органический материал, сохранившийся на платформах, составляет лишь небольшую долю первоначально отложившегося материала. Этот вывод согласуется с тем, что известковый органический детрит на морском дне неизбежно преобразуется в богатый доломитом конечный продукт. Наличие во вторичных доломитах многочисленных пустот в форме разнообразных макроископаемых остатков беспозвоночных, раковины которых могли состоять из арагонита, магнезиального кальцита или кальцита (трилобиты, брахиоподы, четырехлучевые кораллы, моллюски), согласуется с разной растворимостью органического материала, отложившегося на морское дно.

Почти повсеместная доломитизация путем осаждения в процессе просачивания рассолов и/или биотическим путем явно связана с ограниченной циркуляцией морских вод на платформах. Следует остановиться также на гораздо большем обилии и широком распространении доломитов в кембрии — силуре по сравнению с докембрием (если докембрийские известняки не являются абиогенными) и остальной частью фанерозоя (девон в этом отношении является переходным: в раннем и среднем девоне больше доломитов, в позднем — гораздо меньше). Платформы в кембрии и силуре имели гораздо большие площади, чем в остальной части фанерозоя (девон опять занимает промежуточное положение). Эти обширные платформы являлись следствием интенсивной пенепленизации в конце докембрия. Они сохранялись в кембрии и силуре и начали разрушаться лишь в девоне. Эти данные позволяют предполагать, что широко распространенная на раннепалеозойских платформах доломитизация (если она осуществлялась биотическими агентами), возможно, была связана с ограниченной циркуляцией [59], зависящей в основном только от уклона дна и протяженности платформ.

Временами на фанерозойских платформах кое-где появлялись массивы суши значительных размеров, которые, однако, не коррелируются с широко распространенной сконцентрированной доломитизацией, характерной для раннего палеозоя.

Почти полное отсутствие осадочного доломита в геосинклинальных условиях согласуется с предполагаемой для них лучшей циркуляцией и связью с океаническим бассейном, поэтому здесь не мог появиться избыток магния. Почти полное отсутствие доломита в геосинклинальных отложениях кембрия — девона (времени наибольшей интенсивности доломитообразования в геологической летописи) подтверждает этот вывод.

Еще одна проблема, с которой столкнулись Берри и Буко [17],— это наличие во многих местах резкой границы между доломитовыми и известняковыми толщами. Замечено, что содержание глинистой и алевритовой фракций нерастворимого материала в известняковых толщах (30—75%) по крайней мере на порядок превышает содержание этих фракций в доломитовых толщах (3—5%). Этот вывод основан на данных растворения многих тонн доломита и известняка из многих районов мира, которое производилось для извлечения окремненных окаменелостей. Логично допустить, что циркуляции воды в сильно проницаемом высокопористом биогенном обломочном карбонате кальция будут препятствовать большие количества алевритисто-глинистого материала, заполняющего пустоты. Это дает основание предполагать, что на площадях, где нет резкой границы между доломитовой и известняковой толщами, могли также происходить постепенные, а не быстрые изменения содержания глинисто-алевритистых частиц. Дополнительного рассмотрения требует также положение известняковых толщ по периферии доломитовых и по соседству с геосинклинальными толщами. Геосинклинальные толщи, вероятно, представляют по крайней мере край океанической обстановки, т. е. океанического бассейна. Поэтому мы вправе сделать вывод, что циркуляция морской воды в области отложения известняковых толщ и смешение ее с нормальной океанической водой воспрепятствовали бы биотической доломитизации. С этой точки зрения само присутствие известняковых толщ указывает на те площади, где циркуляция была более интенсивной.

Решению проблемы доломитизации в большой степени способствовало монографическое изучение Клаудом [79] карбонатной седиментации на Багамских банках. В работе Клауда говорится, что образование значительных количеств доломита в сублиторальной зоне современной площади Багамских банок сейчас не происходит. Это обстоятельство ясно показывает, что сложенная карбонатными породами платформа небольших размеров (не более нескольких сотен миль в диаметре), находящаяся в зоне довольно интен-

сивной циркуляции (даже если циркуляция сравнительно слабая в течение большей части года), не может быть местом сублиторального формирования доломита. Повышенная соленость, свойственная району Багамских банок, очевидно, недостаточна для того, чтобы серьезно повредить морским организмам на большей части района, так как для этого района не характерны флора и фауна, обитающие в пересоленных водах. Ключ к этой проблеме, по крайней мере для Багам, надо искать в существовании кратковременных периодов пониженной циркуляции воды на платформе, во время которых может происходить доломитизация. Остается неясным, требуется ли для доломитизации длительное время или нет, хотя детальное исследование Клэуда ясно показывает, что для плэтформ типа Багамской доломитизация потребует гораздо больше времени, чем требуется для протекания нескольких жизненных циклов морских организмов. Важным вопросом при этом может оказаться влияние кратковременного ослабления процесса циркуляции воды на процессы заполнения пор, происходящие в донных осадках.

Лэдд и др. [153] занимались изучением доломитизированных известняков на многих островах Тихого океана. Они пришли к выводу, что вполне реальным механизмом доломитизации может быть осаждение в процессе просачивания рассолов. Если такое объяснение почему-либо не подходит, то можно привлечь процессы, действующие в порах осадка или поровых водах частично затвердевшего осадка. Редко встречающийся доломит в геосинклиналях, возможно, образовался таким же образом, как на вышеупомянутых островах Тихого океана.

Таким образом, вторичное образование доломитов с широким площадным распространением (т. е. образовавшихся не при супралиторальной доломитизации, не под действием подземных вод или путем капиллярной концентрации) во внутренних частях раннепалеозойских платформенных морей можно объяснить биотической доломитизацией или (в областях развития эвапоритовых толщ) биотической доломитизацией, сопровождавшейся образованием доломита при просачивании рассолов.

Биотическая доломитизация — это процесс, в котором организмы забирают кальций из морской воды и тем самым повышают отношение Mg/Ca, в то же время растворение наиболее растворимых компонентов известкового детрита (арагонит, магнезиальный кальцит и кальцит в отличие от доломита) ведет к восстановлению нормального отношения этих элементов. Это возможно в условиях затрудненной циркуляции между мелководными внутренними частями эпиконтинентальных морей и океаническим бассейном. В таком донном осадке должно происходить медленное замещение кальция магнием из океанической воды. Считается, что в процессе биотической доломитизации доломит очень медленно накапливается на дне в виде остатка от повторного растворения бесчисленных поколений организмов, выделяющих известь. Биотическая доломитизация согласуется с небольшой мощностью карбонатных осадков, сохранившихся на платформах, по сравнению с той, которую можно было ожидать, если бы сохранились остатки всех поколений организмов. Гаррелс [письменное сообщение, 1972 г.] пишет: «Имеются некоторые указания на то, что процессу доломитизации способствуют анаэробные условия. Некоторые керны позволяют предположить, что в последовательность событий входила деаэрация, увеличение количества CO_2 в поровой воде и более или менее непрерывное образование доломита при замещении кальцита в процессе движения ионов магния вниз из придонных вод, а кальция — вверх». По-видимому, выводы Гаррелса согласуются с теорией биотической доломитизации.

Фридман и Сандерс [99] тщательно изучили проблему доломитов и пришли к выводу, что доломит — эвапоритный минерал в том смысле, что для его образования (путем осаждения или замещения) требуются концентрированные растворы. Их вывод не противоречит нашим выводам, *если* эвапо

ризация имеет место непосредственно под поверхностью раздела осадок — вода, а морская вода нормальной солености находится на поверхности раздела осадок — вода и выше ее [60].

Присутствие известняковых свит по периферии доломитовых можно связать со значительно меньшей проницаемостью и пористостью первых, обусловленной наличием больших количеств материала алевритовой и глинистой размерности, а также с более интенсивным обменом морской воды с водами океана в зоне осаждения известняка. Общее распределение доломитов в палеозое, мезозое и кайнозое дает веские основания считать, что биотическая доломитизация в условиях мелководья и ограниченной циркуляции воды на обширных нижнепалеозойских платформах является наиболее вероятным объяснением образования основной массы осадочных доломитов *. Такие условия имели место в кембрии — силуре, в меньшей степени — в раннем и среднем девоне и на небольших площадях — в конце девона и последующих интервалах времени.

Ронов [344] высказал предположение, что изменение во времени валового состава осадочных пород обусловлено изменением во времени валового состава пород земной коры, служивших для них источником. Это предположение, по крайней мере частично, не согласуется с данными по изменению отношения Ca/Mg, представленными Роновым. Ронов строит две кривые изменения отношения Ca/Mg во времени: одну для Русской платформы, другую для Северо-Американской. Кривая для Северо-Американской платформы указывает на заметное изменение отношения Ca/Mg (сравнительно низкое — в кембрии — девоне и гораздо более высокое — в последевонское время) и имеет точку перегиба приблизительно в девоне, тогда как кривая для Русской платформы имеет точку перегиба приблизительно в юре. В действительности эти две кривые отражают суммарные относительные количества осадочного доломита и известняка. Для Северо-Американской платформы отмечается отчетливый скачок в раннем фанерозое, в связи с тем что в девоне формы рельефа благоприятствовали доломитизации ранее сформировавшихся известняков, в то время как на Русской платформе вплоть до юры не наблюдается такого изменения. Ронов в данном случае «измеряет» не изменения природы материнского материала земной коры со временем, а параметры, которые управляют относительной скоростью образования доломита. Другими словами, кривые Ронова кое-что говорят нам о характерных особенностях стабильности во времени, рельефа и морской циркуляции на Северо-Американской и Русской платформах. Этот вывод о значении отношения Ca/Mg, которое не обязательно связано с изменением состава материнских коровых пород, указывает, что относительную распространенность других элементов, находящихся в корреляционной зависимости от Ca и Mg, следует рассматривать с большой осторожностью, если они варьируют аналогичным образом, как и Ca/Mg.

Иная интерпретация значения отношения Ca/Mg ставит вопрос, действительно ли вариации относительных концентраций элементов, выявленные при изучении осадочных пород, могут служить истинной мерой изменения состава корового вещества во времени. Предположение, что они действительно могут служить такой мерой, подразумевает, что все многообразные геологические процессы в прошлом протекали аналогичным образом и почти с одинаковыми скоростями, однако это предположение, как мне кажется, пока не доказано надлежащим образом.

Трансгрессия — регрессия. Кауфман [141], Кин [143] и Видман [370] приводят данные, свидетельствующие о наличии корреляции между трансгрессией — регрессией и скоростью возникновения таксонов. Кауфман,

* Эта точка зрения разделяется далеко не всеми исследователями.— *Прим. ред.*

изучавший моллюски из меловых отложений Северной Америки, установил, что главные увеличения скорости видообразования и распространения происходили в периоды отступания моря. Кин, изучающий третичные остракоды северо-западной Европы, считает, что главные стадии эволюционной радиации были связаны с трансгрессией моря [61]. Информация Маме [168] по фораминиферам нижнего карбона подтверждает выводы Кина и Видмана о том, что основная эволюционная радиация связана с трансгрессией. Разное отношение к повышению скорости возникновения таксонов в связи с трансгрессией или регрессией в принципе может быть обусловлено либо разнообразием свойств моллюсков (по сравнению с остракодами и фораминиферами), либо факторами, не связанными непосредственно с трансгрессией и регрессией. При рассмотрении этого вопроса следует также обратить внимание на устаревшую концепцию о том, что периоды орогении сопровождаются трансгрессией эпиконтинентальных морей на внутренние площади континентов. Если бы эта концепция соответствовала фактам, то было бы можно связать данные по орогении [62] с данными о трансгрессии и регрессии на платформе и получить дополнительную информацию о периодах ускоренного возникновения таксонов в прошлом.

Прежде всего рассмотрим некоторые данные, касающиеся концепции зависимости орогении и трансгрессии. Сильная регрессия в конце ордовика [22] коррелируется с оледенением, распространившимся на большую часть Африки и на центральную часть Анд в Южной Америке (юг Перу и северная Аргентина). Орогения в конце ордовика была незначительной как по характеру, так и по распространению. Непрерывная глобальная трансгрессия началась в начале лландовери и продолжалась до лудлова, *но* нет доказательств сколько-нибудь значительной орогении в силуре. Во многих местах северного полушария в пржидоле началась регрессия, за ней следовала трансгрессия в эмсе (морские отложения эмса имеют более широкое распространение, чем отложения любого другого интервала времени в раннедевонскую эпоху). Довольно короткий период трансгрессии — регрессии в эмсе — эйфеле, оказавший влияние на площадь Мальвинокаффрского царства в южном полушарии [39], не сопровождался орогенией. Трансгрессия продолжалась в течение остальной части девона, причем наиболее обширной она была с живета до фамена (фаменские отложения распространены шире, чем отложения франа, но и те и другие, несомненно, имеют более широкое распространение, чем живетские). Наиболее интенсивная орогения (о чем подробно будет сказано в следующем разделе) в девоне произошла в его среднюю эпоху. Средний девон — эпоха максимальной орогении, протекавшей однако лишь при умеренной трансгрессии. Максимальная трансгрессия в меловом периоде приходится на сеноман и альб, а следующий максимум приходится на коньяк — сантон [Кауфман, письменное сообщение, 1972 г.], тогда как максимальная орогения имела место в самом конце мела — начале третичного времени, особенно в самом его начале; это было время регрессии и менее обширной трансгрессии, чем в раннем мелу. Подводя итог изложенному, можно сказать, что концепция точного совпадения периодов орогении с периодами максимальной трансгрессии во внутренние части континентов (на платформы) не согласуется с фактами по геологии позднего ордовика — девона и позднего мела — раннетретичного времени. И наконец, широко распространенная орогения в среднем и позднем миоцене и плиоцене, результатом которой явилось возникновение таких крупных горных систем, как Альпы, Гималаи, Анды, главных горных цепей Средней Азии, совершенно явно не сопровождалась наступанием морей на внутренние части континентов (наоборот, к концу миоцена на всех современных континентах установилась сильная «континентальность»). Эти серьезные несоответствия не позволяют принять рассматриваемую концепцию.

Далее рассмотрим корреляцию между трансгрессией — регрессией и ско-

ростью эволюции. Кауфман [140, 141] несомненно, дал наиболее детальную, точную и надежную зональную схему стратиграфии на основе ископаемых. Схема Кауфмана дополняется надежными стратиграфическими и радиометрическими данными. Было бы наивно подвергать сомнению надежность выводов Кауфмана о возникновении и скорости появления таксонов или их корреляции во времени с трансгрессией или регрессией. Установленные им корреляции мы должны принять на сегодняшний день. Маловероятно, что они серьезно изменятся и в будущем. Однако, как указывает сам Кауфман [141], наблюдаемая им корреляция между скоростью образования таксонов и трансгрессией — регрессией, может быть простым совпадением, а не свидетельством причинной связи. Что касается выводов, сделанных Кауфманом [141] и нами, то было бы полезно проверить контрольные площади на разных таксонах и сообществах, существовавших в меловом периоде по всему миру, чтобы выяснить, существует ли также обратная зависимость между скоростью эволюции и площадью, занимаемой эволюционирующей группой таксонов. Это замечание касается также выводов Кина [143], Видмана [370] и Маме [168].

Далее мы рассмотрим трансгрессию — регрессию на фоне данных по силуру — девону, чтобы выявить существующие корреляции. По сравнению с нижним и средним лландовери в верхнем лландовери происходило заметное увеличение числа таксонов и замещение в ряде таксонов (на уровне родов и семейств) в глобальном масштабе. Это увеличение соответствует времени постепенного глобального наступания моря. Я считаю, что такое увеличение в основном явилось результатом распространения таксонов (прежде обитавших только на юго-востоке Казахстана), вызванного какими-то неизвестными причинами. Мы наблюдаем заметное увеличение числа таксонов в венлоке — лудлове — времени непрерывного наступания моря. Во время регрессии, начавшейся в пржидоле и продолжавшейся до эмса, имело место еще более заметное увеличение числа таксонов, начавшееся в жедине (трансгрессия снова началась в эмсе и продолжалась до конца девона). Таким образом, в силуре — девоне периоды максимального возникновения таксонов коррелируются как с периодами регрессии, так и трансгрессии. Некоторую информацию по этой же проблеме дает и поздний ордовик. Очень сильное уменьшение числа морских, раковинных макроископаемых наблюдается в интервал времени от позднего ордовика до раннего лландовери. Поздний ордовик характеризуется отступанием моря (коррелирующимся с континентальным оледенением), а лландовери — наступанием моря. Эти данные не очень-то согласуются с концепцией о том, что регрессия всегда была наиболее важным фактором, регулирующим высокую скорость возникновения таксонов.

Приведенные выше данные говорят о существовании корреляции увеличения скорости возникновения таксонов как с периодами наступания, так и отступания моря. В связи с существованием строгой обратной корреляции между величиной популяции и скоростью возникновения таксонов в тех случаях регрессии и трансгрессии, когда было зарегистрировано увеличение скорости возникновения, прежде чем сделать окончательный вывод, было бы полезно исследовать величину популяций, о которых идет речь, а также связь их с регрессией или трансгрессией. В каждом особом случае трансгрессия и регрессия могут влиять на среду обитания особым образом и способствовать развитию то мелких, то крупных популяций с вытекающими отсюда последствиями. Я не могу припомнить в фанерозойской летописи примеров трансгрессии или регрессии, оказавших одинаковое влияние на величину популяций, в основном из-за весьма разных и всегда меняющихся климатических режимов и разной географии, на которые накладывались трансгрессия и регрессия в палеозое, мезозое и кайнозое. Понятно, что в течение определенного отрезка времени регрессия из-за специфических географических условий

или климата (на которые она накладывается) может оказывать противоположное воздействие на скорость образования таксонов по сравнению с тем воздействием, которое она оказывала в течение другого, отдаленного отрезка времени.

При прочих равных условиях следует ожидать, что скорость эволюции в периоды трансгрессии замедлится в обстановке морского мелководья благодаря увеличению площади (районы континентов с пологими склонами)с одинаковыми условиями (при увеличении размера популяции) и что во время регрессии должны иметь место обратные соотношения. Однако такая простая связь изменения величины популяции в зависимости от регрессии и трансгрессии не учитывает множества потенциальных изменений, которые могут сопровождать регрессию или трансгрессию на территории с разной топографией, или последствия разных климатических условий, которые в свою очередь могут способствовать развитию популяций разных размеров и типов, а также изменению числа сообществ. Поэтому не следует ожидать простой зависимости между величиной популяции и трансгрессией или регрессией в палеозое, мезозое, кайнозое, хотя общая статистическая тенденция говорит в пользу повышения скорости эволюции во время сильных регрессий. Кажущиеся противоречивыми выводы Кауфмана, Кина, Видмана и Маме (о которых мы говорили выше), а также данные по силуру и девону подтверждают это.

Сопоставив информацию о влиянии трансгрессии и регрессии на величину популяции со сведениями о периодах космополитизма и провинциализма, можно заключить, что совпадение времени провинциализма с периодом регрессии увеличивает возможность общего повышения скоростей эволюции, тогда как совпадение периодов трансгрессии со временем космополитизма должно оказывать обратный эффект, т. е. способствовать снижению скорости эволюции. Данные по силуру и девону подтверждают эти выводы. Было бы очень интересно узнать, каким образом распределение временны́х интервалов провинциализма и космополитизма коррелируется с периодами регрессии и трансгрессии и скоростями эволюции в меловом периоде.

Орогения и провинциализм? При выявлении возможных причин провинциализма полезно рассмотреть, не существует ли согласованности между периодами провинциализма и периодами орогении. Здесь термин «орогения» обозначает непродолжительные отрезки истории Земли, в течение которых в определенных районах происходили региональный метаморфизм, минерализация и интенсивная плутоническая деятельность, которые сопровождались тектонической активностью, в результате чего образовались очень сложные комплексы складок и разломов. Орогения не является синонимом эпейрогенического поднятия, сопровождавшегося накоплением мощных кластических отложений по периферии площади поднятий, хотя до орогении, одновременно с ней или после нее во многих местах независимо от нее происходили поднятия, приведшие к формированию обломочных толщ.

Мы не имеем доказательств интенсивной орогении в силуре. В юго-восточном Китае известны признаки раннедевонской орогении (ороген Квангси). В глобальном масштабе пик орогенической деятельности приходится на средний девон, особенно на поздний эйфель — ранний живет.

В Северной Америке этот пик выражен акадской орогенией северной и центральной частей Аппалачей (отложения эйфеля подверглись метаморфизму и прорваны плутонами магматических пород, тогда как в залегающих на них с несогласием живетских породах эти явления отсутствуют. Радиометрические измерения показывают, что плутонические и метаморфические породы имеют радиологический возраст 360—380 млн. лет, хотя геологические данные говорят, что эта орогения продолжалась не более нескольких миллионов лет [36]). Выражением акадской орогении является резкое изменение характера осадков на краю платформы и примыкающей к нему части

платформы: известняки Онондага, с одной стороны, и терригенные обломочные породы формации Марселлес — с другой (акадская область сноса продолжала поставлять на запад терригенный обломочный материал в течение всей остальной части девона и карбона, но этот факт не следует путать со временем проявления акадской орогении. В позднем девоне и карбоне на территории акадской области сноса отмечены непродолжительные периоды локального разломообразования).

Свидетельства девонского орогенеза на юге Аппалачей в геосинклинальном поясе Уошито отсутствуют [63].

Единственное известное проявление орогении в среднем девоне на западе Северной Америки, по радиологическим данным, имеет возраст 380 млн. лет (возраст слюдистых сланцев Абрамс Центрального метаморфического пояса гор Кламат в северной Калифорнии [154]). Ланфере высказал предположение, что этот метаморфизм, имевший место 380 млн. лет назад, возможно, коррелируется с антлерской орогенией, но большой разрыв во времени между границей эйфеля и живета и границей фамена и визе исключает такую возможность. Нет неоспоримых доказательств, что отложение обломочного терригенного материала на удаленной платформе в Неваде и Юте было связано с этим проявлением метаморфизма, а расстояние между горами Кламат и восточной Невадой настолько велико, что даже обширный шлейф обломочного материала не мог распространяться так далеко на восток — к штатам Невада и Юта. Однако доказательств орогении в среднем девоне в районе геосинклиналей центральной Невады также не существует, хотя тектоническая сложность этого района могла их скрыть, если они существовали. С этими выводами согласуются стратиграфические соотношения известных выходов нижне- и среднедевонских отложений гор Кламат в северной Калифорнии, а также силурийских и миссисипских отложений на севере Сьерра-Невады.

Торштейнссон [242] дает описание девонской орогении арктической части Канады. Он определяет ее абсолютный возраст на острове Аксель-Хейберг в 360 $\pm$ 25 млн. лет, а на острове Элсмир 335 $\pm$ 25 млн. лет. Он делает вывод, что значительные изменения в характере осадконакопления от карбонатного в эйфеле (формация Блу-Фьорд и ее эквиваленты) до терригенного обломочного в конце эйфеля и живете (формация Берд-Фьорд и эквиваленты) коррелируются с орогенией, к которой относятся интрузии Аксель-Хейберг, подобно тому как изменения литофаций в толщах Онондага и Марселлес, имеющих возраст 360—380 млн. лет, коррелируются с орогенией в Аппалачах.

Элсмирская орогения в интервале между фаменом и визе не сопровождается региональным метаморфизмом (если здесь подходит возраст в 335 млн. лет). Автор приходит к выводу, что, как и антлерская орогения в Неваде (для которой также не установлено одновременного регионального метаморфизма или плутонизма), элсмирская орогения — это локальное событие отделенное во времени от более ранних проявлений метаморфизма, плутонизма и орогенеза. Мы не имеем доказательств непрерывности метаморфизма или плутонической деятельности в Аппалачах, на западе Северной Америки и в арктических районах Канады на границах между эйфелем и живетом и фаменом и визе.

Во всяком случае, ясно, что в масштабе земного шара среднедевонский пик орогении не совпадает с пиком провинциализма морских бентических организмов конца нижнего девона. Сравнительно небольшие районы (вероятно, намного менее 10% площади современных континентов), подвергшиеся девонской орогении, согласуются с этим выводом. Однако в принципе для орогении характерна ассоциация с приподнятыми площадями, что может независимо изменить циркуляцию таким образом, что она будет способствовать образованию препятствий для фауны, если этому способствуют и другие факторы (распределение температур и т. д.). Ньюэлл [189] суммировал ранее опубликованные данные, которые не позволяют рассматривать орогению как важный фактор, влияющий на скорость эволюции.

15—0214

Климатические градиенты в силуре — девоне. Для оценки числа сообществ в том или ином промежутке времени необходимо иметь сведения о климатических изменениях. Наличие высокого климатического градиента, подобного современному или, как считают, имевшему место в ашгилле, говорит о возможности наличия препятствующих распространению фауны барьеров, обусловленных региональными температурными градиентами, и связанного с ними провинциализма. И наоборот, отсутствие такого температурного градиента должно коррелироваться с отсутствием провинциализма, вызванного температурными барьерами на поверхности (хотя это не исключает возможности температурного градиента, обусловленного поднятием холодной воды из глубин). Можно предполагать, что в периоды равномерной температуры на земном шаре глубинные воды океана будут теплее, чем в периоды высоких температурных градиентов, вследствие чего уменьшится температурный градиент на поверхности из-за поднятия глубинной океанической воды.

В наших исследованиях мы используем следующие индикаторы температур: 1) наличие площадей, подвергнувшихся континентальному оледенению, 2) наличие площадей, где имеются латериты и бокситы, 3) наличие площадей, где отсутствуют известняки, 4) градиенты таксономического разнообразия сообществ ровного дна, распространенных по всему земному шару, 5) наличие площадей, на которых распространены рифы и рифообразные постройки, 6) широкое распространение красноцветных слоев в неморской или солоноватоводной фации.

Существуют многочисленные свидетельства широко распространенного континентального оледенения примерно на границе ордовика и силура [64], которое сопровождалось обильным морским осадкообразованием в пограничных зонах (в южном полушарии и в современных районах Средиземноморья — вся Африка, Центральноандский район Южной Америки, большая часть Центральной и Западной Европы см. [22]). В Новой Шотландии [55] в позднеордовикских или раннесилурийских вулканитах Арисейг обнаружены латериты. Бокситы известны в лудловских отложениях Урала [275]. Известняки обильны и широко распространены за пределами площадей распространения гляциоморских и флювиогляциальных отложений (в том числе в ордовике некоторых районов западно-центральных Анд, в северной и северо-восточной Европе, включая Русскую платформу, в Северной Америке, Австралии и большей части Азии). На площадях, испытавших влияние оледенения, известняки встречаются редко или вообще отсутствуют. Рифы и рифоподобные постройки известны в районах обильного распространения известняков; в других местах рифы отсутствуют. Таксономические градиенты не изучены еще достаточно хорошо, но у меня создалось впечатление, что районы, испытавшие влияние оледенения в позднем ордовике, характеризуются меньшим таксономическим разнообразием, чем площади, не подвергавшиеся оледенению. Для интервала от лландовери до венлока установлен заметный переход от богатых фаун районов, не затронутых оледенением, к бедным таксонами фаунам районов, испытавших влияние оледенения (табл. 5). Красноцветные отложения широко распространены в верхнем ордовике — нижнем силуре, а также в верхнем силуре — за пределами районов, испытавших влияние оледенения [65].

Распределение известняков, рифов и рифообразных построек в конце силура было аналогично их распределению на границе ордовика и силура.

Эта информация по позднему ордовику — силуру говорит в пользу существования резкого температурного градиента (от континентального оледенения до климата, благоприятного для образования латеритов и красноцветных отложений) примерно на границе ордовика и силура. Менее отчетливый, но все же заметный климатический градиент (отсутствие доказательств континентального оледенения в позднем силуре) установлен для большей части силура.

Таблица 5

Распространение надсемейств замковых брахиопод в позднем лландовери

Царство	Надсемейство																				
	Orthacea	Enteletacea	Triplesiacea	Eichwaldiacea	Plectambonitacea	Strophomenacea	Davidsoniacea	Chonetacea	Porambonitacea	Pentameracea	Rhynchonellacea	Atrypacea	Dayiacea	Retziacea	Athyridacea	Cyrtiacea	Spiriferacea	Reticulariacea	Общее число надсемейств	Четырехлучевые кораллы	Строматопоры	Табуляты
Северное силурийское	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	18	x	x	x
Мальвинокаффрское		x				x		x			x	x	x						6			x

Информация по девону аналогична информации по силуру, но она говорит, что район прохладного (или холодного) климата был меньше и, возможно, климатический градиент не был столь высоким. Район с меньшим таксономическим разнообразием (табл. 6; Мальвинокаффрское царство) был меньше. В Старом Свете граница Мальвинокаффрского царства с другими сместилась от положения Стамбул — северная Африка в силуре (рис. 41) до южной части Сахары в девоне (рис. 2) (для Старого Света). В Новом Свете эта граница сместилась к югу: от ее положения в силуре между районом Амазонки и Венесуэлы к новому положению намного южнее Амазонки (между бассейном Парнаиба и бассейном Парана в Бразилии). Обширные ледниковые отложения в девоне отсутствуют.

Известняки, рифы и рифовые постройки широко распространены в девоне за пределами Мальвинокаффрского царства, а в его пределах они отсутствуют, равно как и красноцветные отложения неморского происхождения (всем известные Древние красные песчаники) [66]. Латеритные почвы имеются в Огайо между отложениями самого конца силура или, возможно, жедина и отложениями эйфеля [240].

Бокситы раннего девона и эйфеля встречаются на северном Урале [115]. Эйфельские бокситы известны в Испании [97]. Бокситы, возможно девонского возраста, встречаются в Китае [115].

Все эти данные также говорят о существовании значительного климатического градиента в нижнем и среднем девоне, примерно такого же, как в силуре. Наши сведения по Мальвинокаффрскому царству позднего девона гораздо более скудные. Климат в конце девона, возможно, был более однообразным, чем в начале и середине девона. Провинциальная наземная флора Мальвинокаффрского царства в девоне [90] подтверждает заключение о разнообразии климата в девоне.

Отсутствие доказательств континентального оледенения в Мальвинокаффрском царстве (за исключением ашгилла) отнюдь не означает, что этот район был значительно теплее в последующей части силура и девоне. Мейерхофф [182, 183] привел хороший пример несовпадения времени широкого образования эвапоритов со временем обширного континентального оледенения но эта корреляция не обязательно означает, что периоды широкого образования эвапоритов характеризовались менее интенсивными климатическими гра-

Таблица 6

Распространение надсемейств замковых брахиопод в эмсе — эйфеле

Царство	Надсемейство: Orthacea	Enteletacea	Plectambonitacea	Strophomenacea	Davidsoniacea	Chonetacea	Strophalosiacea	Productacea	Porambonitacea	Pentameracea	Rhynchonellacea	Stenoscismatacea	Atrypacea	Dayiacea	Retziacea	Athyrisinacea	Athyridacea	Cyrtiacea	Spiriferacea	Reticulariacea	Stringocephalacea	Dielasmatacea	Cryptonellacea	Общее число надсемейств	Четырехлучевые кораллы	Строматопоры	Табуляты
Старого Света	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	23	x	x	x
Восточно-Американское	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	23	x	x	x
Мальвинокаффрское		x		x	x	x					x		x	x		x		x		x	x			11	R		x

диентами, чем те, для которых было характерно континентальное оледенение на больших площадях. Таким образом, мы должны иметь в виду, что отсутствие доказательств обширного континентального оледенения в южном полушарии в силуре и девоне может просто указывать на существование климата, неблагоприятного для скапливания достаточного количества льда, а не на наличие в южном полушарии более теплого климата.

И наконец, как уже говорилось выше, вполне могли существовать региональные изменения содержания невыветрелой детритовой слюды — от сравнительно богатых слюдой обломочных пород Мальвинокаффрского царства до отложений, сравнительно бедных или вообще лишенных этого компонента в других местах.

Значение разрывов в распределении таксонов. При построении графиков мы всегда встречаемся с загадочными разрывами в распределении организмов по горизонтали (разрывы во времени могут быть связаны с миграцией). Значение этого явления мы сможем понять, последовательно (зона за зоной) изучая картины распределения во времени ископаемых остатков этих организмов и определяя их предков и потомков. Мы можем обнаружить, что некоторые группы животных прежде имели широкое распространение, а затем от них остались лишь разобщенные остатки (реликты, рис. 42). Другие группы, наоборот, занимали весьма ограниченные площади, а их потомки стали космополитными и распространились на очень большие территории (рис. 25, 34, 42). Для некоторых групп можно выделить центральную область широкого распространения во времени и пространстве, из которой произошли поселения с очень небольшой продолжительностью жизни (все более обедненные по мере удаления от источника). Другие группы организмов характеризуются непрерывной миграцией во времени, результатом которой явилось прерывистое распространение, при этом каждая площадь несколько отличается по возрасту. Решать вопрос о том, какое из распределений преобладает в дан-

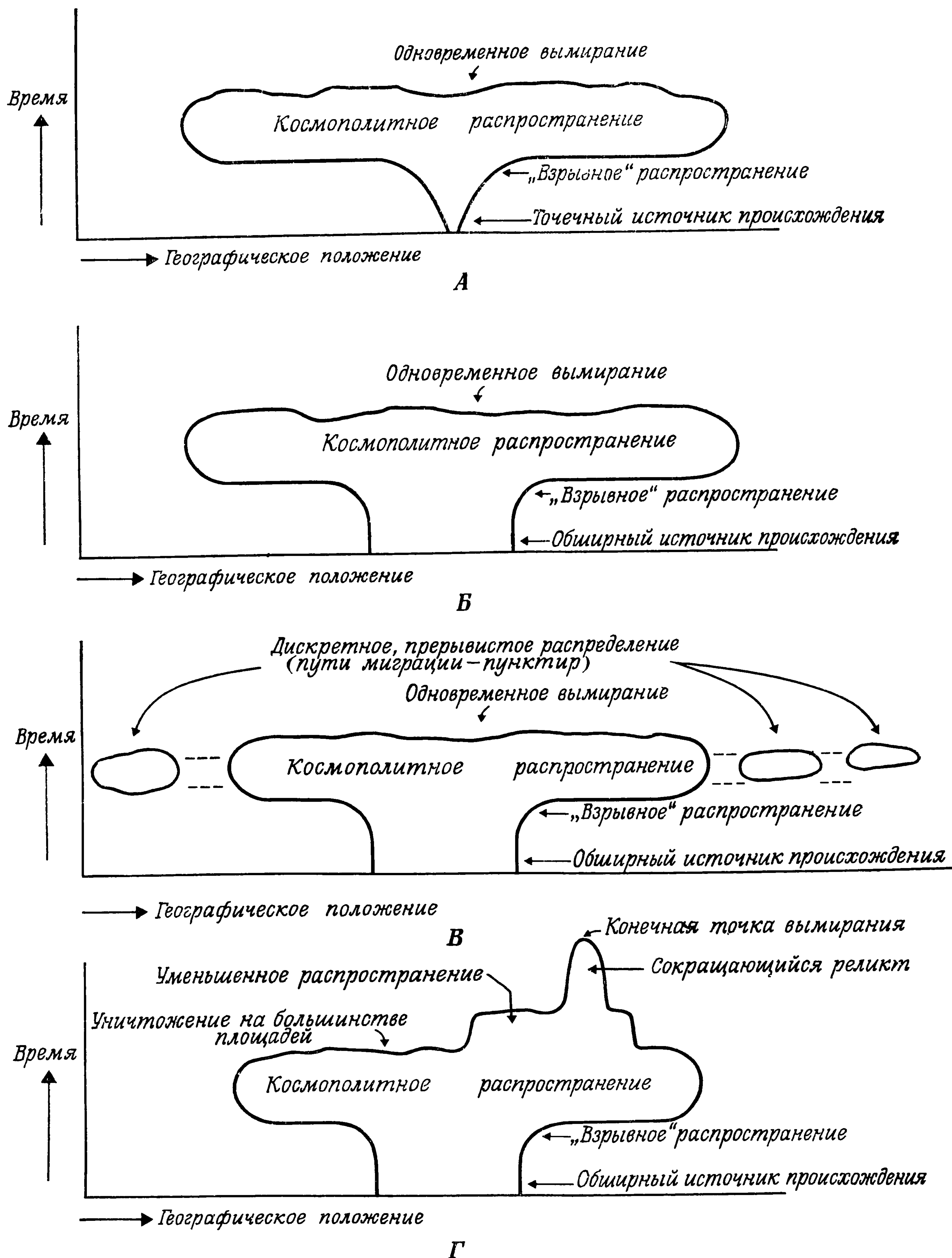


РИС. 42. Схематическое изображение ограниченного и широкого распределения фаун во времени.

Обратите внимание на обширные и небольшие источники.

ном случае, следует методом проб и ошибок. Например, представляется наиболее вероятным, что некоторые раннедевонские организмы Восточно-Американского царства, встреченные в Казахстане, восточной Австралии, Новой Зеландии и северо-восточной части Китая распространялись из Восточно-Американского царства Северной Америки в царство Старого Света в течение нескольких непродолжительных интервалов времени, входящих в общую длительность существования данных таксонов. У нас нет надобности рассматривать параллельную эволюцию этих таксонов в пределах

царства Старого Света. На каких-то отрезках раннедевонского времени существовали экологически действенные пути, по которым определенные таксоны проникли из Восточно-Американского царства в царство Старого Света.

Несмотря на наши ограниченные сведения о раннедевонских брахиоподах Азии, все-таки можно рассматривать значение разорванного распределения таксонов брахиопод Восточно-Американского царства за его пределами.

В Рейнско-Чешской области, примыкающей к субпровинции Аппохимчи в Новой Шотландии, мы находим *Meristella*, а в северо-западной Африке — *Amphigenia* и *Plicoplasia*. Причем два последних таксона встречаются в отложениях эйфеля. Другие таксоны брахиопод субпровинции Аппохимчи в Рейнско-Чешской области точно установлены не были (Оливер [197, 198] выявил наличие нескольких таксонов кораллов Восточно-Американского царства в западной части Рейнско-Чешской области).

В Тасманской области установлены *Megakozlowskiella*, *Pacificocoelia* и *Meristella* — элементы Восточно-Американского царства.

В Монголо-Охотской области обнаружена *Pacificocoelia*, настоящие хонострофиды, а также *Discomyorthis*. Малое число таксонов Восточно-Американского царства,возможно,частично объясняется недостатком внимания к изучению ранне-девонских ископаемых в этой области.

В Джунгаро-Балхашском комплексе сообществ Уральской области обнаружены *Pacificocoelia*, *Meristella*, настоящая *Leptostrophia*, *Megakozlowskiella*, *Coelospira* и *Orthostrophia*.

Сравнительно небольшое число элементов субпровинции Аппохимчи в Рейнско-Чешской области, несомненно, говорит о существовании очень надежного барьера (наличие двух известных элементов в западной части области усложняет эту проблему, так же как и присутствие нескольких элементов из Старого Света в северо-восточной части субпровинции Аппохимчи: в Гаспе и восточном Квебеке). Такое положение контрастирует с положением в центральной и восточно-центральной Азии, где известно сравнительно большое число (гораздо большее, чем в области Тасмании) таксонов Восточно-Американского царства. Очевидно, что морские условия раннедевонского времени способствовали сравнительно легкому перемещению организмов из Восточно-Американского царства в центральную и восточно-центральную Азию и несколько затрудненному — в области Тасмании; перемещение в Рейнско-Чешскую область осуществлялось с большими трудностями (исключение составляет пограничный район).

Такой тип «отфильтровывания» сильно контрастирует с постепенным или быстрым переходом к дискретному, реликтовому распределению некоторых таксонов, предки которых имели широкое распространение (рис. 42). Примеры этого явления также можно найти в силуре—девоне в так называемых «силурийских долгожителях» Буко и др. [52]. Они считают этих «долгожителей» представителями реликтовых популяций, ранее распространенной почти по всему земному шару группы предков из Северного силурийского царства. Пример ранее ограниченного района обитания можно найти для некоторых дораннелландоверийских таксонов юго-восточного Казахстана [45], которые в позднем лландовери получили почти глобальное распространение.

Нейман [188] приводит аналогичные данные по раннему и среднему ордовику (ограниченное распределение раннеордовикских таксонов, которые дали начало среднеордовикским широко распространенным таксонам).

Таким образом картина прерывистого распределения таксонов во времени дает нам информацию об ограниченном или неограниченном месте возникновения таксонов, а также о существовании путей миграции их из других биогеографических подразделений и о картине уменьшения численности и окончательного вымирания таксонов. Выводы будут зависеть от правиль-

ности данных, на которых они основаны, и пользоваться ими следует с большой осторожностью. Хороший пример представляет род *Tropidoleptus*.

Tropidoleptus встречается в Европе в отложениях жедина — эмса западной части Старого Света, но отсутствует в эйфеле и позднем девоне. В северной Африке *Tropidoleptus* установлен в отложениях нижнего девона — франа [350, 301]. Отсутствие его в послеэмских отложениях Европы объясняется последевонской эрозией прибрежных фаций (карбонатная «Чешская» фация эйфеля, живета и франа не была благоприятной для *Tropidoleptus*, тогда как Северо-Африканские эквиваленты, относящиеся к той же биогеографической единице — Рейнско-Чешской области — содержат такие благоприятные для *Tropidoleptus* фации). *Tropidoleptus* также встречается в отложениях эмса на севере Южной Америки (Амазонско-Колумбийская субпровинция Восточно-Американского царства). Представители этого рода найдены в отложениях позднего эйфеля — франа в субпровинции Аппохимчи и даже во фране Нью-Мексико. Логично предположить, что род мигрировал из западной части царства Старого Света или из северной части Южной Америки (Амазонско-Колумбийской субпровинции) в субпровинцию Аппохимчи восточной части Северной Америки где-то в конце раннего девона. *Tropidoleptus* является также важным элементом девонской фауны Мальвинокаффрского царства, но из-за неточных определений возраста фаун этой биогеографической области (я считаю, что эти фауны относятся к эмсу или эйфелю), весьма трудно с уверенностью сказать, когда переместился *Tropidoleptus* в этот район, в течение позднего девона или позднее, как долго он жил и действительно ли имело место это перемещение.

Биогеография силура

Ландоверийская часть силура характеризуется сравнительно высоким уровнем космополитизма (рис. 25), по крайней мере родов брахиопод (данные по видам слишком скудны). Наиболее обширным биогеографическим подразделением является Северное силурийское царство [67], за которым следует гораздо более ограниченное Мальвинокаффрское царство (оно существовало в раннем и позднем силуре, рис. 41). Для венлока — пржидола характерна средняя степень провинциализма; особенно это касается эквивалентов бентосных комплексов 4 и 5 (рис. 41). Урало-Кордильерская область в позднем силуре протягивалась от восточного склона Уральских гор через северную и центральную Азию (включая Тянь-Шань, Алтайско-Саянскую горную систему), восточную Австралию и Новую Зеландию к арктической части Северной Америки, Юкону и Неваде, охватывая северную Калифорнию. Северо-Атлантическая область позднего силура (рис. 41) включает район от западных склонов Урала до североатлантического побережья Европы, северную часть Южной Америки и Северную Америку до центральной Невады и большую часть арктической Канады (рис. 25, 41).

Мальвинокаффрское царство. Мальвинокаффрское царство силура (рис. 41) включает большую часть Южной Америки и Африки и характеризуется ограниченным числом родов эндемичных брахиопод, включая *Clarkeia*, *Heterorthella*, *Harringtonina*, *Castellaroina*, *Amosina* и *Australina*, а также небольшим числом слабо изученных таксонов брахиопод (в основном ринхонеллид). Малое число таксонов — частично результат того, что изучены были только сообщества *Clarkeia*, *Amosina*, *Australina*, *Heterorthella* и *Harringtonina* (нет уверенности, что имеется еще много других сообществ). Несмотря на небольшое число таксонов, отсутствие аналогии у этой фауны с известными фаунами в других местах просто поразительно. Распад Мальвинокаффрского царства в силуре [45] согласуется с историей развития

в девоне, хотя, по-видимому, большинство мальвинокаффрских провинциальных таксонов силура не оставило после себя потомков. Исключением является род *Harringtonina* [19]. Предком *Australocoelia* из девонских отложений Мальвинокаффрского царства и области Тасмании и других девонских лептоцелид (*Leptocoelia*,*Leptocoelina* и две группы *Pacificocoelia*), вероятнее всего, является силурийская лептоцелида *Harringtonina*, известная начиная от конца лландовери до лудлова от района Прекордильера-де-Сан-Хуан (Аргентина) до южной части Перу, а не другой широко распространенный в силуре род *Eocoelia*. Это — весьма важное исключение из сделанного раньше вывода [52] о том, что раннедевонские мальвинокаффрские брахиоподы появились преимущественно из Восточно-Американского царства (однако вполне возможно, что пржидолско-зигенские формы, промежуточные между *Harringtonina* и *Australocoelia*, развились в неизвестном месте Восточно-Американского царства, возможно, после того, как они мигрировали из Тасманской области, а затем снова после продолжительного отсутствия появились в Мальвинокаффрском царстве, что установлено по отсутствию морских отложений пржидола — зигена, содержащих макроископаемые).

Лландоверийскую фауну, относящуюся в Северному силурийскому царству (рис. 41), находят в западной части Мальвинокаффрского царства в районе Похо и в других местах центральной Боливии. Эта фауна, как полагают, появилась в результате кратковременного наступания теплых вод в лландоверийское время (фактически лишь во время отложения пород части формации Ллаллагуа; более подробные данные о фауне и ее местонахождениях см. в работе Берри и Буко [19]) к югу от северных районов Южной Америки. Это наступание теплых вод прекратилось после конца лландовери, о чем свидетельствует присутствие во всех районах Мальвинокаффрского царства эндемичных силурийских мальвинокаффрских фаун выше позднелландоверийских фаун. Присутствие раннелландоверийских фаун Мальвинокаффрского царства в Бразилии, Парагвае и в Южной Америке является доказательством того, что эта фауна Северного силурийского царства была ограничена самой западной частью Мальвинокаффрского царства. Присутствие тиллитов Запла под отложениями, содержащими фауну Северного силурийского царства, указывает на временное отклонение, возможно являющееся результатом наличия морского теплого течения с севера (см. рис. 41), параллельного той же, что в девоне, западной области суши и существовавшего по крайней мере в течение части лландоверийского времени [128]. Обнаруженная здесь фауна [19] включает *Leptaena «rhomboidalis»*, *Atrypa «reticularis»*, *Orthostrophella*, *Dalejina*?, *Strophochonetes*?, которые соответствуют положению сообщества *Striispirifer* или несколько большей удаленности от побережья.

Монголо-Охотская область. Монголо-Охотская область силура (рис. 26) ограничена небольшим районом в Центральной Азии. Насколько известно, ее представляет лишь одно мелководное сообщество *Tuvaella*. Особый характер этого сообщества дает основание предполагать, что его следует рассматривать как отдельную провинциальную единицу из-за его географической ограниченности. Установлено, что род *Tuvaella*, самый распространенный и характерный таксон, развился от местного ордовикского предка. То, что мы здесь именуем областью долины Янцзы (?), в силуре могло также быть частью Монголо-Охотской области (разные сообщества), но сделать окончательный вывод мы не можем из-за недостатка данных.

Биогеографическое название «Монголо-Охотская область» раньше не применялась в этом районе к отложениям силурийского возраста, хотя использовалось для раннего девона. Я считаю, что, поскольку хорошо развитое сообщество *Tuvaella* (*T. gigantea*) присутствует в девонских отложениях данного района, логично сделать вывод, что силурийские фауны подобного типа относятся к этой же области.

Северное силурийское царство. *Ранний — средний лландовери.* Начало силура — ранний и средний лландовери — это время отложения морских мелководных осадков на больших территориях главных континентов. Бо́льшая часть внутренних районов Северной Америки в это время характеризовалась накоплением слоев доломитов, содержащих многочисленную фауну брахиопод виргианид, относимых к сообществу *Virgiana*. Это сообщество распространено от арктической части Канады (северная часть острова Баффинова Земля и остров Сомерсет) на севере до западного Техаса и Нью-Мексико на юге и от острова Антикости на востоке до центральной Невады на западе. Широкое распространение этого сообщества и его таксономическое однообразие является свидетельством одинаковых условий среды обитания (у нас нет доказательств, что *Virgiana* обладает особой приспособляемостью) и тектонических условий на большей части континента в данный отрезок времени. То же самое можно сказать про большую часть Сибирской платформы, от Колымы на востоке через хребет Сетте — Дабан до Таймыра на севере и Енисея на западе. Существование в раннем и среднем лландовери больших площадей, населенных виргианидами, и отсутствие у них сильных морфологических изменений в этом интервале времени хорошо коррелируется с предположением о медленном изменении больших популяций. В отличие от этого стрикландиды этого возраста в Евразии и Северной Америке подразделяются на три очень четких подвида. Стрикландиды (сообщество *Striklandia*) занимают лишь незначительную часть ареала, населенного виргианидами. Другие сообщества этого времени весьма ограничены по площади и слишком слабо изучены, чтобы можно было сделать выводы о величине популяций и эволюционных изменениях.

Поздний лландовери. Наиболее богатая информация имеется о сообществах животных позднего лландовери и об эволюции нескольких групп брахиопод этого интервала времени (рис. 18). В Северной Америке и Евразии фауны сообщества *Pentamerus* занимают гораздо большие ареалы, чем все другие сообщества, вместе взятые. Карты сообществ позднего лландовери [17] помогают представить связь сообществ. Мы еще слишком мало знаем об эволюции таксонов, появившихся из бентосных комплексов 1 и 5, но о таксонах бентосных комплексов 2 и 4 мы знаем довольно много. Внутри сообщества *Stricklandia* имеются три таксона (два на уровне подвида, один — на уровне рода), которые сменяют друг друга по филогенетической линии *Stricklandia* (рис. 27), так же как и четыре вида внутри близкородственной линии стрикландид *Microcardinalia*. В пределах сообщества *Eocoelia* четыре вида образуют эволюционную последовательность, относящуюся к роду *Eocoelia*. В сообществе *Pentamerus* род *Pentamerus* оставался почти неизменным в течение всего этого интервала, хотя очень похожий на него родственный род *Pentameroides* появляется примерно лишь в середине этого интервала.

Фауна, относящаяся к бентосным комплексам 3—5, становится провинциальной, по крайней мере в раннем венлоке (зона *Monograptus riccartonensis*), о чем говорят фауны Уральско-Кордильерской области как из Невады (нижняя часть известняков Робертс-Маунтинс), так и с острова Бейлли-Гамильтон (формация Кейп-Филлипс) в арктической Канаде. Вполне вероятно, что это развитие эндемизма началось еще до раннего венлока. Но отсутствие в Урало-Кордильерской области лландоверийских раковинных фаун, относящихся к бентосным комплексам 3—5, не позволяет дать ответ на этот вопрос [68].

Урало-Кордильерская и Северо-Атлантическая области. *Венлок — пржидол.* К венлокскому времени региональные изменения охватили все Северное силурийское царство (рис. 25 и 41) и выразились в формировании Урало-Кордильерской и Северо-Атлантической области. Эти две области не названы царствами потому, что особенности их фаун в девоне соответствуют уровню, характерному для областей, а не для царств. В венлоке — пржидоле провин-

циализм проявляется в бентосных комплексах 3—5. Вместе с началом развития провинциализма (рис. 25 и 41) увеличивается число таксонов по сравнению с существовавшими ранее за такой же промежуток времени. Основные группы брахиопод этого времени — пентамериниды с гладкими и ребристыми раковинами, развившиеся из лландоверийских сообществ *Pentamerus* и родственных Pentamerinae. В обеих областях появляется еще много новых родов, относящихся к этой группе.

Для Урало-Кордильерской области в позднем силуре характерно наличие субрианидных пентамерид, относящихся к бентосным комплексам 3 и 4. Относительное обилие форм указывает на быстрое развитие разнообразных таксонов (рис. 27). В позднесилурийской Урало-Кордильерской области имелись эндемичные роды пентамеринид, которые большей частью еще не описаны, а в центральной части Северной Америки в пределах Северо-Атлантической области известен параллельный ряд также не описанных эндемичных родов пентамеринид. В обоих местах эти формы ассоциируются с бентосным комплексом 3, с условиями подвижных вод и обычно со связанными с рифами слоями. Глобальное распространение в этом интервале времени пентамеринид *Kirkidium* сильно противоречит сказанному выше и дает основание для предположения, что либо их экологическая толерантность была гораздо больше, либо благоприятные для них особые условия среды были распространены шире, чем условия, благоприятные для других таксонов пентамеринид этого же бентосного комплекса. Скорость эволюции в пределах самого рода *Kirkidium* в этот интервал времени была близка к нулю в отличие от других сходных членов подсемейства.

Сообщество *Striispirifer*, распространенное на небольшой площади Северо-Атлантической области (в известняках Сент-Клэр, штат Арканзас, известняках Кларита, штат Оклахома, и эквивалентных породах пермского бассейна в Техасе [17]), поражает обилием как эндемичных, так и более космополитных триплезиоид. Причины такого локального эндемизма и обилия неизвестны, но присутствие многочисленных *Onychotreta*, *Eilotreta*, *Lissotreta* и *Placotriplesia* в ассоциации с многочисленными *Brachymimulus*, *Streptis* и *Oxoplecia* представляет исключительный интерес. Нигде в мире в силурийских породах нет такого обилия особей и таксонов триплезиоид.

В венлоке — пржидоле род *Gracianella* был представлен по меньшей мере шестью видами, относившимися к комплексам 4 и 5 и распространенными от Урала до Невады и канадской Арктики, а также в Тасманской области [22, 23]. Морфологически близкий к *Gracianella* род *Coelospira* в Северо-Атлантической области представлен не более чем двумя таксонами, так же как и близкий к нему род *Dayia* в центральной и северо-западной Европе. Роды *Coelospira* и *Dayia* имеют гораздо более широкое распространение по площади, чем *Gracianella* (рис. 24). Сравнительно долго существовавший и широко распространенный в силуре вид *Coelospira* дал начало четырем или более видам раннего девона, характеризовавшимся более высокой степенью провинциализма фауны.

Собранная на острове Корнуоллис в отложениях самого конца венлока или начала лудлова Торштейнссоном коллекция содержит фауну брахиопод (включая *Gracianella* и *Conchidium*)[69], типичную для позднесилурийской Урало-Кордильерской области. Границу между этой областью и Северо-Атлантической областью можно провести от центральной Невады через центральную часть Британской Колумбии, затем к северо-востоку до центра острова Корнуоллис. Фауна, сходная с ранневенлокской фауной Урало-Кордильерской области, найдена на острове Бейлли-Гамильтон, к северу от острова Корнуоллис, и в Неваде. Важно отметить, что Урало-Кордильерская позднесилурийская область (оформившаяся к самому концу раннего венлока) существовала в течение всего пржидола и по крайней мере вначале повлияла лишь на комплекс 5 или, возможно, на часть комплекса 3 и комплексы 4 и 5.

Такое утверждение основано на том, что в восточной Неваде, Юте, восточной части Британской Колумбии и в южной части арктической Канады (юг центральной части острова Корнуоллис) были найдены фауны комплекса 3, характерные для Северо-Атлантической области.

Данные по брахиоподам силура Северной Америки, Чехословакии и района Стамбула, а также некоторая информация по Ирану показывают, что весь район Средиземноморья в позднем силуре относился к Урало-Кордильерской области.

В Аппалачах можно выделить пржидолское сообщество *Eccentricosta* [17]. Оно обнаружено на полуострове Гаспе, северной части штата Мэн, восточной части провинции Квебек и центральной части Аппалачей (представители этого сообщества найдены в штатах Нью-Йорк, Нью-Джерси, Пенсильвания, Мэриленд, Виргиния и Западная Виргиния). Сообщество *Eccentricosta*, вероятно, относится к бентосному комплексу 3 и является свидетельством постепенного увеличения степени провинциализма в Северном силурийском царстве от раннего лландовери до конца раннего девона.

Это пржидолское сообщество *Eccentricosta* в центральной и северной частях Аппалачей является самым ранним указанием на существование субпровинции Аппохимчи (предшествовавшей Восточно-Американскому царству), отличающейся от Северо-Атлантической области позднего силура (рис. 25). Несмотря на ограниченное число провинциальных таксонов в сообществе *Eccentricosta*, оно весьма характерно (фауны Кайзер [58]). Экологически эта фауна аналогична фауне раннедевонского сообщества *Cyrtina* в субпровинции Аппохимчи. Это сходство подчеркивается имевшимися ранее трудностями корреляции сообщества *Cyrtina* и залегающего ниже сообщества *Eccentricosta* (фауны Кайзер) с фаунами нижнего гельдерберга штата Нью-Йорк.

Распространение пржидолского сообщества *Quadrifarius* бентосного комплекса 2 от Подолии (Скальский горизонт) через Балтийскую область до Новой Шотландии (формация Стонхаус) и до прибрежной части штата Мэн и южного Нью-Брансуика (формация Пемброк) говорит об обособлении фауны Рейнско-Чешской области (рис. 25).

Субпровинция долины реки Янцзы(?). Для раковинной фации венлока и лудлова долины реки Янцзы в Китае и части силура Японии характерно наличие эоспириферид *Nikiforovaena tingi*, а также некоторых других характерных макроископаемых. Вполне возможно, что фауна в этом районе свидетельствует о наличии другой позднесилурийской области, но из-за нашего незнания позднесилурийских отложений Китая мы допускаем возможность, что это — еще одно сообщество Урало-Кордильерской области. Во всяком случае, ясно, что позднесилурийские фауны долины реки Янцзы и Японии отличаются от таковых других районов мира. Возможно также, что эти фауны представляют собой отдельные сообщества Монголо-Охотской области конца силура, но сделать окончательный вывод мы не можем из-за недостатка данных.

Биогеография девона

Ранний и средний девон — это эпохи высокой степени провинциализма по сравнению с предшествующим силуром, особенно ранним силуром, а также поздним девоном. Время наивысшей степени провинциализма, совпадающее с максимальной скоростью возникновения новых таксонов в единицу времени и наибольшим развитием биогеографических подразделений,— это зиген — эмс — эйфель (рис. 31). Предшествующий этому интервалу времени поздний силур и следующий за ним живет (рис. 17, 20, 21, 22) являются переходными и характеризуются либо более низкой скоростью возникновения новых таксонов, либо меньшим количеством биогеографических подразделений. В мел-

ководных сообществах раннего девона с высокопровинциальной фауной число таксонов брахиопод значительно выше (рис. 22), чем в эквивалентной части силура, особенно в лландовери и пржидоле. Внутри раннедевонских эквивалентных сообществ разных биогеографических подразделений можно наблюдать эволюцию эквивалентных групп и рядов таксонов. Несмотря на то что таксономия и эволюционные связи многих групп ранне- и среднедевонских брахиопод все еще не установлены, уже сейчас ясно, что для каждого девонского биогеографического подразделения характерен определенный набор таксонов, например, провинциальных спириферид, развившихся от общих силурийских предков. Это утверждение относится и к большинству других групп макроископаемых того времени.

Со времени публикации последних работ по биогеографии силура— девона [59, 45, 135] было собрано много новых данных, которые изложены ниже по биогеографическим подразделениям.

Мальвинокаффрское царство. В 1969 г. была опубликована наша работа по фаунам Мальвинокаффрского царства и их происхождению [52]. Вольфарт [268] опубликовал результаты изучения высокоэндемичных трилобитов этого царства, по-видимому обитавших на некоторых глубинах. В настоящей книге рассматривается происхождение провинциальных мальвинокаффрских лептоцелид рода *Australocoelia* от силурийского рода *Harringtonina* через предполагаемые промежуточные таксоны, развивавшиеся за пределами Мальвинокаффрского царства. Происхождение мальвинокаффрского рода *Meristelloides* из Восточно-Американского царства (о чем будет сказано ниже) позволяет предполагать, что большинство родов девонских брахиопод Мальвинокаффрского царства берет свое начало в Восточно-Американском царстве. Сравнительно небольшая длительность существования (эмс — ранний эйфель [39]) и широкое распространение крупных сообществ морских девонских мальвинокаффрских организмов препятствовали быстрой эволюции, чем и объясняется сравнительное однообразие мальвинокаффрской фауны как по латерали, так и по вертикали[70]. Бентосные комплексы 3—5 этого царства примечательны своим изобилием конулярид и хиолитид, которое неизвестно в других местах земного шара. Следует отметить отсутствие строматопор и мшанок, а также практическое отсутствие или исключительную редкость кораллов (как четырехлучевых, так и табулят).

Эдуардс [90], суммировав палеоботанические данные, пришел к выводу, что наземная флора Мальвинокаффрского царства в девоне таксономически отличалась от наземной флоры других областей. Это согласуется с предположением, что в Мальвинокаффрском царстве в девонское время преобладал более прохладный климат, чем в других областях.

Царство Старого Света. С 1969 г. [52] я продолжал сбор информации по девонской фауне царства Старого Света и его областей и могу сказать, что основные представления остались без изменений.

Рейнско-Чешская область. Наиболее значительные изменения, касающиеся Рейнско-Чешской области, связаны с лучшим определением ее границ с субпровинцией Аппохимчи. Оливер [198, 199, 200] выделил в северо-западной Африке и Западной Европе несколько площадей (раньше Оливер для обозначения тех площадей, которые мы оба теперь именуем Восточно-Американским царством и субпровинцией Аппохимчи, применял название «Восточная Северо-Американская провинция»), на которых часть родов тетракораллов субпровинции Аппохимчи встречается вместе с таксонами, типичными для Рейнско-Чешской области. Оливер отмечает, что имело место некоторое смешение, связанное либо с возможностью беспрепятственной миграции некоторых таксонов, либо с близостью границы царств. Ормистон [201] описал трилобиты Рейнско-Чешской области из местечка Терки-Крик, Окла-

хома (рис. 38). Он указывает на существование в этом районе границы между царствами Восточно-Американским и Старого Света (в основном на Северо-Американской платформе, значительно северо-западнее пояса геосинклинальных фаций Уошито). Амсден [устное сообщение, 1971] считает, что брахиоподы из района Терки-Крик также относятся к Рейнско-Чешской области (Чешский комплекс сообществ, в основном гладкие раковины с сочлененными створками).

Новая прошизофоридная брахиопода *Baturria mexicana* и ассоциирующиеся с ней брахиоподы из района Куидад-Виктория в северо-восточной Мексике (рис. 38) свидетельствуют о присутствии раковин царства Старого Света, вероятно Рейнско-Чешской области (Рейнский комплекс сообществ) к юго-востоку от пояса геосинклинальных фаций Уошито. Берри и Буко [17] относили эти толщи к силуру, хотя и не давали своих обоснований. Последующие исследования выявили присутствие новых видов *Baturria* (*B. mexicana*, см. приложение 1) с плоской спинной створкой, *Nucleospira* sp., крупной *Delthyris* (*Ivanothyris*), *Strophonella* sp., не крупноребристой лептострофиды, ортотетацид, *Leptaena* «*rhomboidalis*», итониоид и *Dalejina* sp.

Датировать эту фаунулу очень трудно. Однако имеющиеся ископаемые остатки, а также остатки, не обнаруженные в Восточно-Американском царстве (*Baturria* и *Ivanothyris*), за исключением восточной части полуострова Гаспе, можно отнести к царству Старого Света и датировать жедином. Но не исключается и их пржидолский возраст. Эта фауна может относиться к концу жедина, хотя раковинные морские позднежединские фауны почти неизвестны в Рейнско-Чешской области (ее географическая близость делает такое предположение наиболее вероятным для этого местонахождения). Общий характер раковин (ступень их эволюции) согласуется с этим выводом.

Вся эта информация, а также наличие Рейнско-Чешской фауны на юго-западе Новой Шотландии указывают на то, что граница между царствами Старого Света и Восточно-Американским проходила (рис. 37, 38) от южной части Нью-Брансуика на юго-запад до северо-восточной Мексики. Этот вывод подтверждается присутствием пржидолских фаун Рейнско-Чешской области (характеризующихся многочисленными *Quadrifarius*) в Новой Шотландии (формация Стонхаус), на юго-востоке штата Мэн и в Нью-Брансуике (формация Пемброк) (рис. 25).

Из рис. 38 и 39 видно, что граница царств Восточно-Американского и Старого Света проходила в районе реки Святого Лаврентия. Для эмса (рис. 38) этот вывод основан на том, что таксоны Рейнско-Чешской области (*Rhenorensselaeria*, *Schizophoria*, некоторые спирифериды Рейнского типа) были найдены на полуострове Гаспе, где они смешаны с большим количеством таксонов Восточно-Американского царства. Что касается эйфеля, то этот вывод подсказан присутствием Рейнско-Чешских брахиопод (см. табл. 1) и трилобитов в некоторых карбонатных толщах вместе с отдельными родами тетракораллов субпровинции Аппохимчи (известняки Тулади, Фамин, Маунтин-Хаус-Уорф). Эти данные в сочетании с данными по Рейнско-Чешской фауне краевой части Северной Америки позволяют сделать вывод о наличии незатрудненного сообщения и о том, что в течение каких-то интервалов девона граница царства проходила северо-восточнее Ньюфаундленда или по Северо-Американской платформе.

Уральская область. В предыдущей главе мы рассматривали Уральский и Джунгаро-Балхашский комплексы сообществ с экологической точки зрения. Буко и др. [52] указывали на эндемизм уральских фаун в карбонатных породах, но фауне терригенных фаций Казахстана было уделено очень мало внимания. Карбонатные породы Уральской области распространены по периферии терригенных фаций Казахстана на Урале (к северо-западу), в Средней и Центральной Азии (к юго-западу) и на Алтае.

Джунгаро-Балхашский комплекс сообществ также характеризуется смешением некоторых аппалачских элементов (включая *Pacificocoelia*, *Coelospira*, *Meristella*, *Leptostrophia* и *Orthostrophia*) и рода *Maoristrophia* из Тасманской области с некоторыми неописанными эндемичными родами (просмотренными Буко в различных коллекциях в СССР). Ормистон [202] подчеркнул присутствие трилобитов Восточно-Американского царства в Джунгаро-Балхашском комплексе сообществ.

Монголо-Охотская область. Недавние работы Модзалевской [184, 185] и Хамады [114] позволяют выделить Монголо-Охотскую область в пределах царства Старого Света (рис. 2). Выделение этой области основывается на ископаемых, встреченных в терригенных фациях, что позволяет предполагать наличие специфических фаун и в карбонатных породах, как это имеет место в Уральской и Рейнско-Чешской областях. Следует, однако, снова указать, что такой прогноз основан на том, что на большей части Рейнско-Чешской и Уральской областей к карбонатной и терригенной литологии приурочены соответственно различные фауны, а не на основании учета различного влияния на состав фауны терригенной и карбонатной литологии. Советские исследователи [167] употребили термин «Монголо-Охотская провинция», но они спутали (по моему мнению) то, что я считаю частью биогеографического подразделения с экологическим подразделением (мой Джунгаро-Балхашский комплекс сообществ, который приравнивается к их Джунгаро-Балхашской провинции).

Фауна Монголо-Охотской области в том виде, как она описана Хамадой [114] и Модзалевской [184, 185], нелегко сопоставляются с ранее описанной фауной царства Старого Света раннего девона (я согласен с Хамадой, что эта фауна является приблизительно эмской). Эта фауна имеет необычайно важное биогеографическое значение, поскольку помогает объяснить аномальное присутствие в Казахстане таксонов, которые характерны для Восточно-Американского царства. Хамада впервые упоминает об азиатских хонострофидах (ранее они были известны исключительно в Восточно-Американском царстве) и *Discomyorthis* (его *Dalejina kinsuiensis*, вероятно, имеет несколько более выпуклую брюшную створку, чем в среднем для рода, но общая форма мускульного поля брюшной створки позволяет включить этот вид в род *Discomyorthis*), т. е. род, распространение которого ранее ограничивалось Восточно-Американским царством. Хамада [114] упоминает также, что *Pacificocoelia* был описан в районе Малого Хингана (*Leptocoelia* aff. *biconvexa* Bublichenko). Указанный Хамадой *Fimbrispirifer* cf. *divaricatus* может оказаться еще одним восточноамериканским элементом, но имеющийся материал не позволяет сделать точные определения и не может служить основой для заключения о биогеографическом сходстве фауны. *Reeftonia* [114], присутствующая как в азиатской части СССР, так и в северо-восточной части Китая, представляет собой еще один род (кроме *Maoristrophia*), общий для девонских отложений Австралии — Новой Зеландии и Центральной Азии. Основная часть фауны, перечисленной Хамадой, состоит из элементов царства Старого Света (например, *Bifida*), нескольких провинциальных форм (*Sinostrophia*) и относительно космополитных таксонов.

И Джунгаро-Балхашский комплекс сообществ Уральской области, и Монголо-Охотская область содержит роды Восточно-Американского царства (в Рейнско-Чешской области они встречаются редко). Мы можем сделать лишь вывод, что морские связи и/или условия среды были более благоприятны для перемещения восточноамериканских фаун между юго-западом Северной Америки и восточной Азией, чем через Атлантический океан. Выявление этих связей между восточной Азией и юго-западом Северной Америки (а не через Атлантику) оказалось весьма неожиданным; возможно, они свя-

заны с причудами циркуляции вод океана и другими природными факторами того времени.

Был сделан вывод, что сообщество *Tuvaella* является малоподвижноводным эквивалентом бентосного комплекса 2 с небольшим таксономическим разнообразием, относящимся к Монголо-Охотской области, который сильно отличается от «нормального» сообщества этой области.

Очень небольшой процент эндемичных таксонов в Монголо-Охотской области скорее всего можно объяснить тем, что изучен был весьма ограниченный материал, который не отражает реального положения вещей (зависимость между размерами образцов и числом эндемичных или космополитных таксонов охарактеризована в разделе «Биогеографическая статистика»).

Восточно-Американское царство [71]. *Амазонско-Колумбийская субпровинция Восточно-Американского царства.* Со времени первого описания и определения девонских фаун районов Амазонки (данные суммированы Кларком [75]), Колумбии (данные суммированы Моралесом [186]) и Венесуэлы [261, 4] их относили к Восточно-Американскому царству и считали, что эти фауны значительно отличаются от девонских фаун Мальвинокаффрского царства, характерных для остальной части Южной Америки. Эти девонские фауны северной части Южной Америки, относящиеся к Восточно-Американскому царству, поставили перед учеными ряд трудных проблем. Первая проблема — их точный возраст. За последние сто лет исследователи относили их к самым разным интервалам времени — от эмса (Шохари) до живета (Гамильтон), но большинство остановилось на эйфельском возрасте (Онондага). Фауны из района Амазонки (Бразилия, Колумбия и самая западная часть Венесуэлы) не могут быть точно скоррелированы с нью-йоркскими эквивалентами, хотя сходство этих фаун поразительно. В штате Нью-Йорк в толщах Шохари — Гамильтон присутствуют все известные роды, но не все они встречаются вместе в девонских толщах Нью-Йорка (или других коррелятах Восточно-Американского царства в пределах восточной части Северной Америки). Наибольшее внимание привлекает род *Tropidoleptus*, обнаруженный в районе Амазонки, Колумбии и Венесуэле. *Tropidoleptus* не встречается в догамильтонских отложениях субпровинции Аппохимчи восточной части Северной Америки (однако представители этого рода встречаются в нижнем девоне в Рейнском комплексе сообществ царства Старого Света). Совместная встречаемость его в Бразилии, Колумбии и Венесуэле с родами, которые в субпровинции Аппохимчи в Северной Америке ограничены либо эквивалентами Шохари, либо Онондага, принимается за доказательство того, что *Tropidoleptus* появился на севере Южной Америки раньше, чем в субпровинции Аппохимчи на востоке Северной Америки. Встречаемость *Anoplia*, а также *Plicoplasia* и *Discomyorthis* типа *D. musculosa* в девоне района Амазонки скорее говорит об их эмском возрасте, чем эйфельском, если только диапазоны распространения этих родов не расширяются вверх по разрезу. То, что *Eodevonaria* типа Шохари обнаружена в Колумбии и Венесуэле, *Plicanoplia* — в Колумбии, *Pacificocoelia* — в Венесуэле, прионотириды — в Колумбии, а мутатионеллиниды — в районе Амазонки (*Derbyina*), также более согласуется с эмсом, чем с эйфелем. Однако Оливер [устное сообщение, 1971 г.] считает, что четырехлучевые кораллы из Венесуэлы обладают большим сходством с такими же кораллами из эйфельской формации Эджклифф группы Онондага. Наличие в девонских отложениях как в районе Амазонки, так и в Колумбии мелких продуктид скорее говорит об их близости к среднему девону, хотя раннедевонские продуктиды известны в северных Аппалачах и других районах мира. *Pustulatia* (типичный таксон живета) из районов Амазонки и Колумбии — это неправильно определенная *Plicoplasia* (эйфель и более ранний девон) [72].

В заключение можно сказать, что, основываясь преимущественно на данных по брахиоподам, Колумбийско-Амазонские фауны с наибольшей степенью вероятности можно отнести к эмсу и коррелировать их с фаунами Шохари восточной части Северной Америки (с этой точки зрения четырехлучевые кораллы можно считать предшественниками эйфельских таксонов Эджклиффа; они экологически отличаются от коралловой фауны эмса в «зоне *B*» субпровинции Аппохимчи).

Вторая проблема связана с зоогеографическими особенностями этих девонских фаун Бразилии, Колумбии и Венесуэлы. Они, несомненно, содержат много таксонов, общих [73] с субпровинцией Аппохимчи на востоке Северной Америки: сходны почти все роды и многие виды (особые фауны Невадской субпровинции сильно отличаются от них). Однако присутствие в Венесуэле *Pacocificoelia* (характерной для Невадской субпровинции), отсутствие *Leptocoelia*, *Costellirostra* и *Eatonia*, наличие мутатионеллинид и очень разных видов *Plicoplasia* (*P. curupira*) в районе Амазонки, а также многочисленных *Tropidoleptus* в Бразилии и Колумбии в слоях, считающихся более древними, чем толщи субпровинции Аппохимчи, содержащие *Tropidoleptus*,— все это дает основание выделить эти фауны в отдельную субпровинцию. Трудности детальной корреляции этих фаун с фаунами субпровинции Аппохимчи говорят об их индивидуальности и подтверждают правильность выделения их в отдельную зоогеографическую единицу, независимо от того, к какому возрасту их в конечном итоге отнесут.

Мутатионеллиниды и редкие виды *Plicoplasia* в девоне района Амазонки можно рассматривать как мальвинокаффрские элементы, встречающиеся вблизи границ царств. Наличие в Колумбии спириферид со складчатыми ребрами и синусом, возможно не относящихся к родам типа *Costispirifer* или *Fimbrispirifer*, известных в Аппохимчи, также характерно для этой субпровинции (эти спирифериды, возможно, имеют сходство с формами из Рейнского комплекса сообществ, но пока это еще точно не установлено; они могут также быть эндемиками).

Весьма загадочно также отсутствие в Амазонско-Колумбийской субпровинции раннедевонских фаун (т. е. фаун типа гельдербергских, орисканских и эзопских). Вероятно, это обстоятельство указывает на существование на севере Южной Америки крупного несогласия отложений эмса или эйфеля с силурийскими и более древними толщами. Моралес [186] указал на существование несогласия в Колумбии между девонскими отложениями и комплексом пород фундамента в одних районах, а также между девонскими отложениями и богатыми ископаемыми ордовикскими толщами — в других районах. Наличие органических остатков в позднесилурийских породах Венесуэлы [19] означает, что это несогласие, возможно, является результатом перерыва в осадконакоплении между лудловом и эмсом или эйфелем. Наличие крупного несогласия между нижним лландовери и девоном в районе Амазонки (см. [19] подтверждает существование аналогичного перерыва к северу. Обычное отсутствие в Южной Америке жединских и зигенских толщ с макроокаменелостями может даже означать, что весь континент в этот интервал времени находился выше уровня моря. Такая картина сильно контрастирует с переходным характером макроископаемых, обильно встречающихся в породах, на границе силура и девона в северной Африке. Исключение составляет Гана, где девонские отложения (эмс или эйфель) несогласно перекрывают докембрийские. На модели континентального дрейфа эти отложения оказываются ближе к девонским отложениям Южной Америки, чем любые другие разрезы девона северной Африки.

И наконец, вполне возможно, что девонские отложения бассейна Парнаиба [144] восточной Бразилии, содержащие *Amphigenia* и *Eodevonaria*, принадлежат к Амазонско-Колумбийской субпровинции и относятся также к эмсу.

Имеются сообщения, что девонские отложения в бассейне Парнаиба также содержат *Tropidoleptus* и мутатионеллинидный род *Derbyina*.

Несогласное залегание пород эмса на более ранних отложениях в Амазонско-Колумбийской субпровинции также согласуется с быстрым наступанием и отступанием моря в эмсе (а возможно, и в раннем эйфеле), которые, как предполагает Буко [39], имели место в Мальвинокаффрском царстве (Африка от Ганы до южной Африки; Антарктика; Южная Америка от района озера Титикака до Матто-Гроссо на юге). Отсутствие данных о точной последовательности фаун в Амазонско-Колумбийской субпровинции лишает нас в настоящее время возможности определить, включают ли девонские толщи в этом районе базальные неморские отложения, которые перекрываются: 1) морскими отложениями с прогрессивно увеличивающейся глубинностью морских сообществ животных; 2) более мелководными отложениями, перекрытыми еще одной неморской толщей (которая, как считают, существует в Мальвинокаффрском царстве [39, 128]). Однако весьма ограниченные данные по Амазонско-Колумбийской субпровинции не согласуются с этим выводом. Барьер, разделяющий эти два царства, не был связан с наступанием и отступанием моря.

Невадская субпровинция. Невадская субпровинция включает фауны жедина и, возможно, зигена, обнаруженные в центральной Неваде и южной Калифорнии, которые изобилуют родами Восточно-Американского царства, представленными видами, распространение которых ограничено этим районом [74]. Две другие субпровинции Восточно-Американского царства (субпровинция Аппохимчи от полуострова Гаспе до Чиуауа и Амазонско-Колумбийская субпровинция) имеют много общих видов в отличие от Невадской субпровинции. По данным Джонсона [130], в раннедевонское время граница между царствами Восточно-Американским и Старого Света в центральной Неваде перемещалась то на восток, то на запад. Невадская субпровинция включает определеные Джонсоном [130] фауны зон *Spinoplasia*, *Trematospira* и в меньшей степени *Acrospirifer kobehana*. Зона *Quadrithyris* Джонсона включает несколько форм Восточно-Американского царства, равно как и фауна зоны *Eurekaspirifer pinyonensis* (эмс). Но первая близка к фауне царства Старого Света в общем, а вторая — к фауне Кордильерской области Старого Света (см. рис. 25), что не дает оснований отнести их к Невадской субпровинции [75].

Руководствуясь выводами Карлса [69] о том, что брахиоподы и конодонты Рейнского комплекса сообществ встречаются вместе в Чешском комплексе сообществ и в других районах царства Старого Света, включая Неваду, зону *Spinoplasia* и подстилающую ее зону *Quadrithyris* теперь относят к среднему и верхнему жедину.

Конодонты, по которым можно было бы скоррелировать зону *Trematospira*, в ней отсутствуют. Но форма с довольно четкими зубными пластинами, описанная как *Rensselaeria* sp. [130], отличается от типа, характерного для орискани, и свидетельствует в пользу позднегельдербергского возраста. Так как *Rensselaeria* встречается в подзоне *Trematospira*, то вполне возможно, что эта подзона охватывает гельдербергское и орисканское время. Карлс относит отложения с *Icriodus pesavis* (зона *Quadrithyris*) и с *I. latericrescens* (зона *Spinoplasia*) к позднему жедину. С отнесением зоны *I. pesavis* к позднему жедину согласуются находки на острове Принца Уэльского раннедиттонских позвоночных (верхний жедин) [Торштейнссон, письменное сообщение, 1971 г.], *I. pesavis* [Уйено, письменное сообщение, 1971 г.] и брахиопод зоны *Quadrithyris* [Джонсон, устное сообщение, 1971 г.]. Может оказаться, что подзона *Trematospira* относится к самому концу жедина, т. е. что весь гельдерберг входит в жедин; в таком случае необходимо пересмотреть эволюцию ховеллеллид в жедине — зигене в царствах Восточно-Американском и Старого Света [42]. Эти изменения подчеркивают еще раз, насколько трудно устано-

вить точные корреляции между сильно отличающимися друг от друга биогеографическими подразделениями. В будущем следует ожидать еще больше подобных изменений.

Данные по трилобитам [Ормистон, письменное сообщение, 1973 г.] точно соответствуют данным по эндемичным брахиоподам «Кордильерской субпровинции (т. е. области) эмса — эйфеля», включающей зоны от *kobehana* до *circula*: «*Scutellum*, *Prionopeltis*?, *Ganinella*, *Kasachstania* (*K. ulrichi*) и «новый род» *meeki* (Уолкотт). Современные им аппалачские эндемичные формы (восточная часть Америки) включают: *Odontocephalus*; *Anchiopsis*; *Synphoria*; *Synphoroides*; *Coronura*; *Trypaulites*; *Odontochile*; *Dalmanites*; *Corycephalus*; *Dechenellurus*; *Teretaspis*; *Mystrocephala*; *Ceratolichas*; *Phacopina*; *Echinolichas*; *Crassiproetus*; *Greenops*? Для этих двух площадей общими являются роды: *Calymene*, *Phacops*, *Isoprusia*, *Leonaspis* и *Otarion*». «Как и брахиоподы, трилобиты зон *Trematospira* и *Spinoplasia* более сходны с формами Аппалачской провинции (Восточно-Американского царства) даже на уровне видов». Эти выдержки из работы Ормистона подчеркивают, что зоны *kobehana* и *circula* относятся к царству Старого Света, а зоны *Trematospira* и *Spinoplasia*— к Восточно-Американскому царству.

Можно предполагать, что фауны Невадской субпровинции зигена, эмса, а также раннего жедина должны встречаться к востоку от центральной Невады, но процесс доломитизации в этом районе в раннем девоне и среднедевонская эрозия, уничтожившая раннедевонские отложения, вероятно, уничтожили и эту фауну.

Гамильтонская фауна. Гамильтонская фауна позднего эйфеля — живета Восточно-Американского царства остается сложной проблемой с самого времени ее описания. Она состоит из смеси раннедевонских дериватов царств Восточно-Американского и Старого Света (Рейнско-Чешской области). Здесь вместе встречаются многочисленные рейнско-чешские таксоны, такие как *Athyris* и *Tropidoleptus*, трилобит *Greenops* (астеропигид) и многочисленные *Pustulatia* (потомок *Plicoplasia*), *Trematospira*, меристеллиды и *Protoleptostrophia*. Если предположить, что в раннем девоне Рейнско-Чешские таксоны обитали в условиях, несколько отличающихся от условий обитания таксонов Восточно-Американского царства, то весьма странно видеть их дериваты живущими вместе в живетское время. Отсюда следует, что либо в раннем девоне районы с разными условиями среды не разделялись барьерами, либо одна или обе группы таксонов эволюционировали настолько, что в живете смогли выжить в общих для них условиях среды. Подобное смешение можно рассматривать как гомогенизацию в направлении более низкого уровня эндемизма, но снижение степени провинциализма в позднем девоне фактически осуществлялось путем широкого распространения более ограниченного числа таксонов, а не широкого распространения и смешения таксонов из разных, ранее существовавших биогеографических подразделений. Таким образом, в позднем девоне число таксонов заметно уменьшается, тогда как фауна гамильтона исключительно богата таксонами, что представляется необычным.

Границы Восточно-Американского царства в Северной Америке. Юг. На рис. 2 весьма схематично показана граница между Амазонско-Колумбийской субпровинцией и субпровинцией Аппохимчи. Весьма важно помнить, что Амазонско-Колумбийская субпровинция не включает отложений древнее эмса. Поэтому логично предположить, что до эмса все Восточно-Американское царство, вероятно, составляло только половину площади, занимаемой им в эмсе — живете. Важно также помнить, что в большом районе между северной частью Мексики и Колумбией силурийская или девонская фауна еще не найдена.

Восток и юго-восток. То, что *Pacificocoelia* и *Llanoella* встречаются как в центральном Техасе, так и в Невадской субпровинции, говорит о большем сходстве фаун этих двух районов, чем других частей Восточно-

Американского царства. Наличие *Pacificocoelia* также указывает на более близкую связь этой фауны с фауной Амазонско-Колумбийской субпровинции Венесуэлы и Колумбии. Эта небогатая информация приобрела большую ценность благодаря хорошим сборам образцов на севере и востоке Техаса.

В одной из своих ранних работ Буко и Джонсон [42] охарактеризовали раннедевонские палеогеографию и литофации района, содержащего фауны субпровинции Аппохимчи. С того времени было собрано много новых данных. Контуры площади развития фации Уошито в раннем и среднем девоне (рис. 37—40) дают представление о юго-восточной границе распространения большинства фаун субпровинции Аппохимчи (за исключением места Терки-Крик в Оклахоме), которая совпадает с границей, проведенной по литологическим данным [76].

Юго-восточнее полосы развития фации Уошито, протягивающейся на юго-запад до Закатекаса [25], на территории Куидад-Виктория, раковинные фауны (по крайней мере от силурийского до миссисипского возраста) встречаются на площади, стратиграфия которой значительно отличается от стратиграфии, характерной для районов, лежащих к северо-западу (рис. 2, 37, 38, 39). Наличие силурийских раковинных фаун на территории Куидад-Виктория в породах (формация Кабальерос-Каньон), не похожих ни на какие другие на северо-западе, указывает на формирование мелководных терригенных фаций в раннем палеозое (платформа Тамаулипас на рис. 37—40). Девонские новакулиты, перекрывающие силурийские породы, указывают на связь с фацией Уошито. Характер пржидолской или жединской фаунул в Куидад-Виктории, типичный для царства Старого Света, также хорошо вписывается в общую картину.

Платформа Тамаулипас, существование которой установлено на основе весьма ограниченных данных (на этой территории имеется кристаллический фундамент, возможно, докембрийского возраста), может быть, являлась частью «лланорийского» источника сноса, который, по мнению многих геологов, и объясняет наличие терригенного материала в геосинклинальном поясе Уошито. Судя по географическому положению относительно фации Уошито, Флоридская платформа приблизительно эквивалентна платформе Тамаулипас (рис. 2, 37, 38, 39). Осадочные породы раннеордовикского — додевонского возраста на Флоридской платформе представляют собой негеосинклинальные фации, они имеют мощность лишь 900—1800 м и относятся к фации платформенных алевролитов. Если бы раннепалеозойские породы присутствовали в метаморфическом фундаменте Кубы (вывод, сделанный Худолеем и Мейерхоффом [146]), то они вполне могли быть частью Лланорийского комплекса. Возможно, что карбонатные раннеордовикские (тремадокские) породы платформы [207], залегающие на типичном докембрийском фундаменте центрального Оахака, являются частью прежде огромного щита, ограниченного на северо-западе терригенными аргиллитами с обилием раковин, принадлежавшими платформе Тамаулипас. Тремадокские породы Оахака с точки зрения литологии сильно отличаются от терригенных раннеордовикских пород как Флориды, так и северной Африки.

Данные о литофациях северной Мексики и юго-западной части США говорят о том, что фациальный пояс Уошито (рис. 37, 38) имеет гораздо большую ширину в северо-западной части Мексики (в частности, между известняками Хермосилла в южной Соноре и центральным Закатекасом), или о том, что в раннем девоне в этом районе находилась обширная площадь карбонатного осадконакопления (еще не установленная) или что последующие тектонические движения переместили различные блоки со своих мест в положение, в котором они находятся в настоящее время. Сравнительно небольшая ширина фациального пояса Уошито между платформой Тамаулипас (рис. 37) и карбонатной платформой Чиуауа и поднятием Ллано, может быть, значительно меньше, чем первичная ширина (до начала деформаций),

но такое значительное увеличение ширины, которое, судя по данным, полученным в северо-западной части Мексики, является вполне возможным, требует дополнительного подтверждения.

Данные Мак-Лафлина [181] по наземным растениям и морским акритархам юго-западной Джорджии (часть Флоридской платформы), возможно относящимся к эмсу (Ормистон [письменное сообщение, 1972 г.] считает, что эти толщи относятся скорее к эйфелю, чем к эмсу), согласуются с тем, что большой остров, протягивавшийся к югу от восточной части штата Нью-Йорк через восточную часть Теннесси в район северной Алабамы, кончался намного восточнее залива Миссисипи (т. е. он заканчивался между северной Алабамой и морскими породами фациального пояса Уошито).

Доказательства неморского происхождения девонских пород западнее южных Аппалачей отсутствуют. Ни сланцы Миссури-Маунтин, ни Арканзасский новакулит (по крайней мере в девонской части), входящие в пояс Уошито, не содержат неморских девонских пород, равно как и их аналоги, расположенные восточнее или западнее вдоль их простирания (на поверхности или ниже поверхности). Таким образом, девонские толщи к западу от южных Аппалачей имеют чисто морское происхождение. То, что Каррингтон [71 и неопубликованный отчет] обнаружил остатки раннедевонской морской фауны в песчаниках Баттинг-Рам серии Талладига в северной Алабаме, подстилающей раннедевонские кремнистые сланцы Джемисон [77], дает нам дополнительные основания для проведения границы Аппалачской суши севернее этого района (рис. 37—40).

Присутствие в Новой Шотландии раннедевонского Рейнского комплекса сообществ, включающих многочисленные *Meristella* — типичный представитель Восточно-Американского царства, свидетельствует о том, что эта часть царства Старого Света находилась близко от Восточно-Американского царства, или по крайней мере о существовании легкодоступного пути для миграции таксонов Восточно-Американского царства (*Meristella* отсутствует в других местах Рейнского комплекса сообществ, хотя и имеется в Тасманской и Уральской областях).

В заключение следует сказать (рис. 2, 37—40), что восточная и юго-восточная границы Восточно-Американского царства протягиваются от островов в районе Новой Шотландии и Ньюфаундленда до района северной Алабамы и восточной части Теннесси и большей частью совпадают (за исключением Терки-Крик, Оклахома) с геосинклинальным фациальным поясом Уошито, идущим оттуда на юго-запад.

С е в е р. Наши сведения о северной границе Восточно-Американского царства весьма скудны. Из рис. 37—40 видно, что в течение отдельных интервалов раннего и среднего девона фауны субпровинции Аппохимчи заходили далеко на север, вплоть до платформы Гудзон и полуострова Гаспе. О районах, расположенных севернее и восточнее, мы не имеем никакой информации.

Фауны царства Старого Света встречаются в арктической Канаде и свидетельствуют о том, что граница должна была проходить южнее района полуострова Бутия в арктической Канаде и южнее острова Элсмир. На рис. 37 (жедин) граница царства Старого Света проведена северо-восточнее полуострова Гаспе, что установлено на основании наличия неописанных нотаноплиид *Ivanothyris*, *Lissatrypa*, *Amphistrophia* (самые молодые из известных силурийских строфеодонтид), а также *Merista* и *Camarium* на северо-востоке полуострова Гаспе [57 и Бурк, устное сообщение, 1972 г.] в слоях Ронселлес и Лефрансуа жединского возраста. Из рис. 38 и 39 видно, что в эмсе и эйфеле граница царства Старого Света проходила в районе реки Святого Лаврентия и залива Святого Лаврентия. На рис. 38 граница между царствами Старого Света и Восточно-Американским показана северо-восточнее полуострова Гаспе, что было установлено по наличию на полуострове Гаспе эквивалентов отложений Шохари (например, слои Брук), включающих кроме типичных

восточноамериканских таксонов рейнскую фауну, свидетельствующую о сравнительно легком доступе к царству Старого Света. Подобная интерпретация подтверждается также наличием в эйфельских слоях восточной части Квебека (рис. 39) типичных для Старого Света брахиопод (табл. 1) наряду с некоторыми родами четырехлучевых кораллов Восточно-Американского царства и *Brevispirifer* — единственной брахиоподой (табл. 1), имеющей мало отношения к брахиоподам Восточно-Американского царства из известняка Онондага и его аналогов, относящихся к этому же возрасту. С таким объяснением хорошо согласуется распространение в Восточно-Американском царстве в эйфельское время таких форм Старого Света, как *Paraspirifer* и *Brevispirifer*.

Граница Восточно-Американского царства к северу и востоку от Гудзонова залива не установлена. Присутствие элементов фаун и фаунул царства Старого Света в раннем девоне, эйфеле и живете Восточно-Американского царства (см. положение границы на рис. 37—40) показывает, что между этими двумя царствами существовала связь, проходившая где-то рядом с платформой. Если в девоне Канадский щит был покрыт морем, то границу между этими царствами на участке севернее и западнее Гудзонова залива следовало бы проводить по барьеру, препятствовавшему миграции фауны в морском царстве, подобного тому, который имел место между южными Аппалачами и Мексикой.

Однако вполне возможно, что обширная территория суши простиралась от Гудзонова залива к северу до района полуострова Бутия и к востоку через большую часть Гренландии, но доказательств этого мы не имеем. Самыми древними девонскими неморскими отложениями в восточной и центральной Гренландии являются, возможно, отложения эйфеля, но они очень ограничены по площади, что совсем не отражает их прежнего широкого распространения.

З а п а д и с е в е р о - з а п а д. После опубликования книги Буко и Джонсона [42] наши знания о западной границе Восточно-Американского царства пополнились весьма незначительно.

Купер и Фелан [83] описали характерную живетскую фауну царства Старого Света, включающую *Stringocephalus*. Их информация иллюстрирует связь широко распространенных живетских фаун Старого Света на большей части северного полушария.

Границы литофаций в западной и северо-западной частях Восточно-Американского царства. На рис. 37—40 показаны границы нескольких литофаций, изучением которых Буко и Джонсон не занимались [42]. Ниже приводится справка, разъясняющая, на основании чего эти границы были установлены.

На рис. 37 представлены жединские фации восточной части Северной Америки. Что касается северо-западной части площади, занятой фаунами Восточно-Американского царства, то у нас есть веские основания [147] относить крупноплитчатые доломиты Пут-ин-Бей Мичиганского бассейна, содержащие сообщество эвриптерид, к раннему гельдербергу. Находка Мак-Грегором и другими [178] спор растений в верхней части жединской формации Джемс-Бей — Кеногами-Ривер (отложения которой можно считать либо очень мелководными, либо эстуариевыми) дает нам основание ограничить раннегельдербергские прибрежные отложения районом залива Джемс, а также предположить существование полосы прибрежных фаций между районом Великих озер и частью континента далее к западу.

Слои Риссер [17] в Уиллистонском бассейне (рис. 37), как полагают Уилсон и Маевски (см. [17]), частично могут относиться к раннему девону. Они включают сюда доломит и ангидритовый известняк, аналогичные известным в формации Кеногами-Ривер Гудзонской платформы (растительные споры в слоях Риссер еще не обнаружены). Отсутствие в слоях Риссер каких-либо остатков морских организмов и эвапоритов, подобных найденным в группе

Салина в Мичиганском бассейне, по-видимому, подтверждает их корреляцию с отложениями формации Кеногами-Ривер, а не с какой-либо частью группы Басс-Айлендс. Однако Норрис и Уено [195] отмечают, что маломощные красноцветные слои формации Ашерн в Уиллистонском бассейне, хотя и не содержат окаменелостей, по литологии сходны со средней пачкой формации Кеногами-Ривер Гудзонской платформы (в этой средней пачке или в ее кровле, вероятно, проходит граница между силуром и девоном).

Следует отметить, что на рис. 37—39 выделяются два пояса эвапоритов, примыкающих к «континентальному осевому хребту» (один из них, расположенный западнее хребта, относится к эйфелю). Жединские исключительно морские эвапориты серии Басс-Айлендс относятся к одному типу пород, тогда как эвапориты формации Кеногами-Ривер, не содержащие морских макроископаемых, представляют породы другого типа. У нас нет никаких доказательств присутствия эвапоритов как в орисканских, так и в шохарийских отложениях Мичиганского бассейна и Гудзонской платформы (самая верхняя формация Кеногами-Ривер, возможно, частично эквивалентна орискани, но абсолютной уверенности в этом нет). О присутствии эвапоритов западнее этих бассейнов можно только предполагать, чтобы дополнить симметрию на рис. 38. Эту симметрию создают эвапориты в подстилающих жединских породах и эвапориты, залегающие в перекрывающих отложениях эйфеля и живета. Рис. 38 — это попытка использовать данные, относящиеся к эйфелю. Породы группы Детройт-Ривер, показанные на рис. 39, содержат типичные морские эвапоритовые отложения с весьма бедной таксономически фауной (сообщество *Prosserella*). Рис. 40 указывает на наличие живетских эвапоритов группы Уопсипиникон в штате Айова и соседних штатах. Логично сделать вывод, что во время отложения пород орискани и шохари к западу от Мичиганского бассейна и Гудзонской платформы существовала толща эвапоритов, которая позднее была снесена доэйфельской эрозией. Логично также предположить, что в эйфельское и живетское время эвапориты восточной части сравнительно небольшого континентального осевого хребта продолжались на север и присутствовали на западной стороне этого участка суши. Вполне возможно, что к северу эвапориты протягивались до острова Баффинова Земля и его обрамления, но в настоящее время доказательств этому нет.

На рис. 40 обобщены палеогеография и литофации отложений Гамильтон живетского возраста. Наиболее значительные изменения в послеэйфельское время — это появление большого участка суши в районе Аппалачей в результате послеакадской орогении. Типичные для группы песчаники Гамильтон, содержащие брахиоподы Восточно-Американского царства, обнаружены в брекчиях острова Сент-Хелен в районе Монреаля. Эвапориты в Мичиганском бассейне и на Гудзонской платформе отсутствуют, но они присутствуют под поверхностью далее к юго-западу. В Уиллистонском бассейне и провинциях канадских прерий эвапориты имели широкое распространение в течение большой части этого отрезка времени. Послеживетские отложения Северной Америки содержат свидетельства существования нескольких крупных массивов эвапоритов (в основном в провинциях канадских прерий) или крупного континентального массива во внутренних частях континента. Однако континентальный массив — результат послеакадской орогении — сохраняется в течение всего карбона.

Пул и Хейз [210] на основе данных по литофациям предположили, что ранне- и среднепалеозойские кластические шельфовые карбонатные породы северо-западной Соноры (ранний кембрий — девон и поздний докембрий) представляют собой южное продолжение фаций Кордильерской миогеосинклинали запада Северной Америки (рис. 2, 37, 40). Если это так (что весьма вероятно), то сообщение фаун субпровинций Невадской и Аппохимчи, возможно, осуществлялось вблизи юго-западной оконечности континентального

осевого хребта. И оно вполне могло заканчиваться в северной Мексике, как предполагают Пул и Хейз.

Во всех этих палеогеографических и литофациальных реконструкциях (рис. 37—40) положение нулевой изопахиты не влияло на положение береговой линии (хотя данные по литофациям и сообществам организмов на это не указывают). Например, структурно изолированные девонские морские отложения в Гудзонском и Уиллистонском бассейнах, очевидно, являются остатками существовавших прежде более крупных массивов девонских морских осадков. На рис. 40 (палеогеографическая схема живетского времени) видна непрерывность морских отложений между бассейном Мичиган, Гудзонской платформой и Монреалем, которая была установлена на основе разрозненных данных по этим трем районам. У нас слишком мало оснований предполагать существование между этими структурно-изолированными выходами морских живетских отложений крупного участка или участков суши, пока данные по литофациям не подтвердят этого (а таковых данных не имеется). Присутствие фаун Восточно-Американского царства в районах платформы Гудзон и залива Джемс значительно усложнило бы проблему определения местонахождения основного континентального массива, тянущегося с востока на запад от штата Нью-Йорк до континентального осевого хребта, при попытках объяснить распределение и изоляцию фаун Восточно-Американского царства, встречающихся в других местах Северной Америки. Пропуски не обязательно означают (если на это указывают литофации и сообщества), что такое «пропущенное подразделение» всегда отсутствовало в данном районе. Обилие небольших несогласий, установленных на платформе, свидетельствует о том, что многие стратиграфические разрезы имеют ранее не выявленные несогласия, которые при наличии пропусков могут оказаться весьма важными для выявления первоначального распространения данного пропущенного подразделения.

Полагают, что в штате Юта и юго-восточном Айдахо доломиты формации Уотер-Каньон, содержащие остатки позвоночных, имеют неморское или солоноватоводное происхождение. Отсутствие остатков морских животных и наличие многочисленных остатков позвоночных говорит об условиях, близких к условиям образования формации Кеногами-Ривер (рис. 38). В эту же категорию попадает часть формации Севи в западной части штата Юта и, возможно, даже территория восточной Невады.

Барьеры в Восточно-Американском царстве, препятствующие миграции фаун в царство Старого Света. Приведенная выше информация о местонахождении фаун царств Восточно-Американского и Старого Света в позднем силуре, нижнем и среднем девоне, а также обсуждение границ литофаций, содержащих эвапориты, к западу и северо-западу от Восточно-Американского царства дает нам возможность говорить о барьерах, которые контролировали границы Восточно-Американского царства.

Рассмотренные нами предполагаемые барьеры, препятствовавшие распространению фаун, либо представляют собой преграды в виде участков суши, либо связаны с различием температур или наличием воды крайне высокой солености, либо сочетают в себе все эти факторы. Кроме них, следует рассмотреть также роль течений в распределении водных масс крайне повышенной солености или разной температуры, а также глубоких океанических бассейнов, разделяющих районы мелководья.

Мы не имеем доказательств наличия в самом начале позднего силура какого-либо крупного массива, суши, несмотря на присутствие эндемичных таксонов на востоке и на западе (рис. 25, Урало-Кордильерская и Северо-Атлантическая области). В самом конце силура и, возможно, в интервале жедин — зиген в большей части района континентального осевого хребта, по-видимому, существовал крупный континентальный массив (рис. 37). К эмсу размеры этого массива (рис. 2, 38), возможно, значительно уменьшились;

к эйфелю и живету (рис. 39, 40), вероятно, он стал совсем небольшим, а к франу и фамену вообще исчез. Если бы разделенные небольшими интервалами изотермы протягивались перпендикулярно этому континентальному массиву, то они смогли бы обеспечить предполагаемый температурный барьер. Однако существование в течение части жедина и зигена западнее этого массива Невадской субпровинции, а также присутствие на западе (вплоть до Австралии и Центральной Азии!) в остальных частях нижнего девона в небольших количествах фаун Восточно-Американского царства, а фаун субпровинции Аппохимчи к востоку от континентального массива (от Чиуауа до Гудзонова залива) и существование в эмсе (а возможно, и в эйфеле) широко распространенных фаун Восточно-Американского царства в Амазонско-Колумбийской субпровинции Южной Америки (рис. 2) делают такую возможность маловероятной.

Кроме того, отсутствие каких-либо значительных барьеров в виде суши на восточной окраине Восточно-Американского царства в Северной Америке (показанные на рис. 37—40 острова — сравнительно незначительные препятствия, не могущие служить барьерами) подтверждает этот отрицательный вывод. И наконец, повсеместное синхронное уменьшение степени провинциализма в девоне Северной Америки является веским доказательством погружения «континентального осевого хребта», что является скорее совпадением, чем причиной.

Тот факт, что континентальный хребет не мог быть существенным барьером, подтверждается наличием по его периферии аналогичных фаун в раннем кембрии — раннем ордовике (канадское время). Провинциализм в этом промежутке времени, если он и существовал, охватывал платформы в целом, а не разделял их на части [Палмер, письменное сообщение, 1972 г.; 205, 206]. У нас нет доказательств воздымания континентального осевого хребта в период от среднего ордовика (посleканадское время) до позднего силура, равно как и нет признаков сильного эндемизма, хотя в ордовике и позднем силуре эндемизм существовал по краям этой платформы.

Для позднего силура имеются свидетельства наличия большой массы воды крайне повышенной солености не только в районе континентального осевого хребта, но и намного восточнее (Мичиганский бассейн и Гудзонская платформа), что по времени совпадало с появлением провинциализма в позднем силуре (рис. 25, Урало-Кордильерская и Северо-Атлантическая области). В жединское время, а возможно, и в зигене существовала обширная площадь воды крайне повышенной солености непосредственно к востоку от континентального осевого хребта, которая, по-видимому простиралась к северу и югу за пределы выступавшей над водой частью самого континентального осевого хребта (рис. 37). К началу эмса протяженность с севера на юг этой водной области, располагавшейся восточнее континентального осевого хребта, возможно, более чем в два раза превышала площадь обнаженной суши (рис. 38). В эйфеле и живете (рис. 39, 40) выступавшие над водой части континентального осевого хребта были довольно небольшими, но площадь воды высокой солености к востоку от него, вероятно, оставалась такой же обширной, как в позднем силуре — эмсе. К франу — фамену суша в районе континентального осевого хребта и большие массы крайне соленой воды (в провинциях канадских прерий присутствовали водные массы средних размеров), вероятно, исчезли, что совпало также с резким уменьшением степени провинциализма.

Приведенные выше примеры совпадения периодов провинциализма и появления обширных объемов воды повышенной солености, а также аналогичные ситуации в позднем силуре — среднем девоне на Сибирской платформе, в среднем девоне на Русской платформе и, возможно, в позднем силуре — раннем девоне на Русской платформе позволяют заключить, что водные массы крайне высокой солености могли служить препятствием для распрост-

ранения фаун во внутренних частях платформ или являлись дополнительными факторами. Однако явные свидетельства отсутствия водных масс высокой солености на восточных границах субпровинции Аппохимчи дают основание предполагать, что этот механизм сам по себе не мог быть причиной существования Восточно-Американского царства.

Наиболее правдоподобным объяснением представляется существование гонимой течением водной массы с существенно отличавшейся температурой, которая и представляла собой барьер. В эмсе — эйфеле таким барьером могла быть водная масса, простиравшаяся от района Амазонки до района Гудзонова залива — полуострова Гаспе и, возможно, дальше. Доказательств существования в девоне континентального осевого массива между Мальвинокаффрским царством и Амазонско-Колумбийской субпровинцией не имеется, но вполне возможно существование температурного барьера (более холодная область располагалась к югу — в Мальвинокаффрском царстве). В свете такого объяснения водный массив очень высокой солености по соседству с континентальным осевым хребтом, а также выступавшие над водой части континентального хребта в Северной Америке (по крайней мере к северу от Калифорнийского залива), возможно, помогли направить это течение как по каналу. На северо-востоке это течение, по-видимому, оканчивалось в районе современной Северной Атлантики или несколько севернее Гудзонова залива и полуострова Гаспе, но западнее восточной Гренландии.

Эти выводы, сделанные с учетом более интенсивной циркуляции воды в восточной половине Северо-Американской платформы, на первый взгляд противоречат концепции биотической доломитизации, представленной в этой книге. Считается, что биотическая доломитизация требует очень ограниченной циркуляции воды на платформах, которые содержат пласты вторичных доломитов, образовавшихся в сублиторальной зоне. Однако при рассмотрении рис. 37—40 оказывается, что в девоне на территории Восточно-Американского царства Северной Америки было гораздо больше известняка (что говорит о более интенсивной циркуляции и обмене воды с океаническим бассейном), чем в этом же районе в силуре [17].

Ввиду большого таксономического сходства фаун Амазонско-Колумбийской субпровинции и субпровинции Аппохимчи ясно, что они имели более тесные связи между собой, чем с фауной Невадской субпровинции. Это говорит о том, что фауны Невадской субпровинции, возможно, более прерывисто сообщались с фаунами субпровинции Аппохимчи либо через южную оконечность континентального хребта, либо через Амазонско-Колумбийскую субпровинцию.

Итак, в заключение я предлагаю следующую модель барьера: большой водный массив с водой крайне высокой солености во внутренней части платформы в сочетании с движимой течением массой воды с отличающейся температурой, которые отделяли Восточно-Американское царство от царства Старого Света, располагавшегося к западу, северу и востоку. Можно предположить, что Мальвинокаффрское царство на юге, считающееся более холодным районом, было изолировано от царств Восточно-Американского и Старого Света только благодаря температурному барьеру (такой интерпретации соответствуют наличие мальвинокаффрских фаун в Тасмании, Виктории и Новой Зеландии в Тасманской и Новозеландской областях соответственно). Испытание этой модели для ордовика и пермо-карбона должно дать доказательства ее правильности.

Если допустить, что девонская фауна Мальвинокаффрского царства существовала в условиях сравнительно прохладного или даже холодного климата, то представляется возможным сделать некоторые выводы о Восточно-Американском царстве. При рассмотрении в общем небольшого числа таксонов Мальвинокаффрского царства становится ясно, что они большей частью представляют собой эндемичные формы, либо произошедшие от предков

из Восточно-Американского царства, либо характерные для Восточно-Американского царства. Иначе говоря, эти царства имеют много общего с точки зрения таксономии. Если это таксономическое сходство отражает также сходство условий среды обитания, то нетрудно сделать вывод, что условия среды обитания Мальвинокаффрского царства были более сходны с условиями Восточно-Американского царства, чем с условиями царства Старого Света. Возможно, что таксоны, общие для Мальвинокаффрского и Восточно-Американского царств, выдерживали значительные колебания температуры в холодной части света, в то время как таксоны, общие для царств Восточно-Американского и Старого Света (группа, отличающаяся от групп, общих с Мальвинокаффрским царством) были эвритермны в теплой части света. Если это было в действительности так, то можно сделать вывод, что «границей» между царствами Восточно-Американским, Мальвинокаффрским и Старого Света в девоне был температурный градиент, поддерживавшийся системой морских течений. Такой вывод лучше согласуется с известными фактами, чем любой другой. Положение такого морского течения, естественно, зависело бы от рельефа дна, над которым оно проходило, и рельефа континентальных массивов, находившихся по соседству с ним. Предположение о существовании такого течения поднимает ряд серьезных вопросов о том, что представлял собой в девоне район Мексиканского залива — Центральной Америки, так как необходимо каким-то образом объяснить разрыв между Южной Америкой и восточной частью Северной Америки.

Барьеры Мальвинокаффрского царства. Существование в Мальвинокаффрском царстве бентической фауны беспозвоночных как в силуре, так и в девоне не подлежит сомнению. Трудно установить причины ее обособленности. Собранные воедино климатические данные согласуются с тем, что в силуре и девоне площадь Мальвинокаффрского царства была значительно прохладнее других территорий. Если бы температура была определяющим фактором в условиях мелководья, то можно было бы ожидать появления холодноводных высокоэндемичных мальвинокаффрских силурийских и девонских фаун бентосных комплексов 2—5 на некоторой глубине в северных районах с более теплыми поверхностными водами. Но этого не наблюдается. Поэтому следует сделать вывод, что препятствием к распространению фаун была не температура, а какие-то другие факторы, может быть действовавшие совместно с температурой. Возможных объяснений существует множество, но в настоящее время у нас нет геологических данных, которые бы помогли нам решить этот вопрос.

На рис. 2 и 41 показана северная граница Мальвинокаффрского царства. Определить его западную границу гораздо труднее. Однако присутствие в лландовери Боливии сообществ бентосного комплекса 3 Северного силурийского царства означает, что какое-то теплое морское течение, вероятно, двигалось с севера на юг параллельно суше, которая, как предполагают, существовала к западу от известных силурийских выходов морских отложений в центральных Андах. В девоне подобное течение, возможно, шло с севера, если малоизвестные девонские отложения в районе Арекипа, Перу, действительно относятся к девону Амазонско-Колумбийской субпровинции. Однако мы не имеем доказательств существования такого течения в позднем силуре (в Боливии позднесилурийские мальвинокаффрские фауны встречаются выше фаун Северного силурийского царства).

Отсутствие промежуточных форм

При внимательном изучении рис. 25 мы видим, что сведения по некоторым районам вообще отсутствуют. Например, логичнее всего считать, что характерный для живетской серии Гамильтон род *Pustulatia* произошел от сильноребристого раннедевонского рода амбоцелид *Plicoplasia. Plicoplasia* встре-

чается в раннем девоне в Восточно-Американском и Мальвинокаффрском царствах, но в эйфельских фаунах присутствует лишь в одном месте в северной Африке. Дополнительный пример представляет собой раннедевонский вид *Pacificocoelia* (рис. 34). Известно, что *Pacificocoelia* в Новом Свете встречается в отложениях эмса Венесуэлы и Колумбии, в отложениях жедина Невады, в отложениях эмса центрального Техаса (все эти местонахождения относятся к Восточно-Американскому царству) и изредка — в отложениях эмса западно-центральной Аргентины и Боливии (Мальвинокаффрское царство). Силурийским предком *Pacificocoelia* является *Harringtonina*, самое первое присутствие которой отмечается в Аргентине и которая не может быть моложе лудлова. Следовательно, в Мальвинокаффрском регионе южной Африки мы имеем разрыв, падающий на пржидол — зиген (существование морских фаун этого возраста все еще не доказано). Следует предположить существование в Новом Свете района, где эти формы развивались в течение пржидола, а возможно, и частей жедина и лудлова, прежде чем они появились в Неваде. Далее, прежде чем отметить широкое распространение этого рода в эмсе (вплоть до восточной Азии и Австралии), необходимо объяснить отсутствие промежуточных форм в зигене.

Весь девон Мальвинокаффра — это еще один пример отсутствия промежуточных форм начала раннего девона. Представляется, что большая часть брахиопод Мальвинокаффра произошла от предков, обитавших в Восточно-Американском царстве, но не удалось обнаружить площадь, на которой сохранились и развились эти девонские предки до эмса. Последний пример из Мальвинокаффрского царства — это род *Meristelloides*, предложенный Бранисой [59] в объяснении таблиц и основанный на определенном Кларком [76] виде *Meristella septata*, обитавшем в девонских отложениях Параны. Эта же форма хорошо проиллюстрирована в Боливии Бранисой. *Meristelloides* отличается от *Meristella* тем, что имеет очень массивную срединную септу в спинной створке треугольного, а не лезвиеобразного поперечного сечения. Во всем остальном *Meristelloides* и *Meristella* похожи. Однако, несмотря на то что промежуточные формы неизвестны, следует предположить, что где-то в Новом Свете существовало место, где в девоне, до эмса, переходные формы из имеющих срединную септу с лезвиеобразным поперечным сечением развились в имеющие септу с треугольным поперечным сечением.

Биогеографическое распределение других групп организмов

При рассмотрении проблем биогеографии силура—девона я особенно часто ссылался на брахиоподы, поскольку они наиболее обильны среди популяций макроископаемых. Выводы, основанные на брахиоподах, естественно, следует проверить и сравнить с выводами, сделанными по другим группам.

Форней и Буко [98] изучили особенности распределения нескольких групп гастропод в силуре — девоне. В силурийское время ориостоматиды — полеумитиды, треманотиды и эумфалиды были широко распространены в Северном силурийском царстве. Мною было установлено такое же широкое распространение эумфалоптерид в силуре. В нижнедевонских отложениях царства Старого Света ориостоматиды, полеумитиды, треманотиды и эумфалиды присутствуют только как «силурийские реликты», а эумфалоптериды исчезают в конце силура.

Оливер [198] подчеркнул сходство в распространении тетракораллов и брахиопод Восточно-Американского царства в раннем девоне. Некоторые из таксонов четырехлучевых кораллов достигли восточной части Атлантики [200], но не проникли глубоко ни в Европу, ни в северную Африку. Во всяком случае, для Восточно-Американского царства характерно присутствие тетракораллов, хотя его точные границы с царством Старого Света

в разные временные интервалы для кораллов и брахиопод не совпадали. Из всех данных только последние данные Оливера по девонским четырехлучевым кораллам должным образом согласуются с данными по брахиоподам. Оливер пришел к выводу, что процент эндемичных тетракораллов Восточно-Американского царства, бывший низким в пржидоле, достиг максимума в эмсе; затем заметно понизился в течение живета и достиг минимума во фране. Иначе говоря, провинциализм четырехлучевых кораллов в Восточно-Американском царстве весьма сходен по интенсивности с провинциализмом брахиопод, несмотря на гораздо меньшее число таксонов тетракораллов[78].

Лесперансе и Бурк [159] показали, что далманитидные трилобиты Восточно-Американского царства имеют такое же распределение, как и жившие одновременно с ними брахиоподы. Ормистон [201, 202] установил, что распространение трилобитов по провинциям в раннем и среднем девоне Северной Америки в общих чертах было таким же, как и распространение брахиопод. Вольфарт и Фогс [268] изучали высокопровинциальные трилобиты Мальвинокаффрского царства. Ормистон [202] указал на принадлежность трилобитов Казахстана к Восточно-Американскому царству.

Кэмпбелл и Даворен (см. [241]) указали на сходство трилобитов Тасманской области с трилобитами Европы и северной Африки, а также подчеркнули уникальность трилобитов Мальвинокаффрского царства (так же как Вольфарт и Фогс) и обособленность трилобитов Восточно-Американского царства.

Николль и Рексрод [192] сообщают о провинциализме конодонтов раннего лландовери в центральной части Северной Америки (отличие района свода Цинциннати от Ниагарского ущелья и Австрии), но, возможно, этот провинциализм связан с разной глубиной, т. е. различия фауны имеют экологическое, а не биогеографическое объяснение, хотя это еще не установлено[79].

Телфорд (см. работу Талента и др. [241]) на основе данных о конодонтах выделяет в раннем девоне четыре биогеографических подразделения: Европейское, Кордильерское, Аппалачское (Восточно-Американское) и Восточно-Австралийское. Эти подразделения хорошо соответствуют подразделениям, установленным по другим ископаемым. Характерной особенностью Мальвинокаффрского царства в девоне является отсутствие в нем конодонтов.

Берри [устное сообщение, 1971 г.] обнаружил, что в силурийских толщах граптолиты на уровне видов преимущественно космополитные, но в раннем девоне (зиген — эмс) они становятся несколько провинциальными на уровне подвидов, причем этот провинциализм совпадает с провинциализмом брахиопод. Берри [устное сообщение, 1972 г.] обнаружил сходство между ранневенлокскими граптолитами Урала, Юкона и Невады (Урало-Кордильерский тип) и отличие их от ранневенлокских граптолитов Европы.

Холланд [121] обобщил некоторые данные по эукалиптокринитидам и пизокринидам и указал, что первые встречаются в силурийских отложениях Швеции, Англии и восточной части Северной Америки, а также в раннедевонских отложениях Центральной Европы, Урала и Австралии.

Шихан [письменное сообщение, 1972 г.] заявил о присутствии эукалиптокринитид в силурийских толщах штата Юта, что согласуется с космополитным характером фауны Северного силурийского царства, от которой сохранились «силурийские реликты» в раннем девоне царства Старого Света. Холланд сообщил, что пизокриниды встречаются в силуре восточной части Северной Америки, Англии, Швеции, Чехословакии и Австралии (их остатки в больших количествах содержатся в верхнесилурийских отложениях западной части Северной Америки). Распространение этих криноидей согласуется с распространением космополитной фауны Северного силурийского царства.

Некоторые сложности возникают при рассмотрении распространения силурийских остракод. Позднесилурийские бейрихиацеи характеризуются провинциализмом (статья Бердана и Мартинссона [17]), что характерно также для брахиопод пржидола на обширной площади, протягивающейся от Подолии через район Балтики, Великобритании и далее через Атлантику в Новую Шотландию, штаты Мэн, Массачусетс и провинцию Нью-Брансуик. В раннесилурийских отложениях Аппалачей и примыкающих к ним частях Северной Америки сохранилась фауна зигоболбид, ассоциирующихся с брахиоподами бентосного комплекса 2, но нигде не было установлено их двойников, что дает основание думать о существовании в раннем силуре у этой группы организмов провинциализма на уровне рода. К сожалению, наши сведения об остракодах силура в настоящее время еще весьма ограниченны и не могут помочь нам разобраться в проблемах зоогеографии силура, а данные по девону, хотя пока тоже немногочисленные, говорят о высокой степени провинциализма.

Я уже указывал [38] на значительные изменения в размещении пелеципод в девоне. Двустворчатые додевонские моллюски многочисленны только в бентосном комплексе 1. С окончанием силурийского периода в бентосном комплексе 1 все еще встречается большое число экземпляров, но большое число таксонов (но не экземпляров) появилось в раннем девоне на гораздо более удаленных от берега и более глубоководных участках по сравнению с бентосным комплексом 1 (это хорошо видно в Рейнско-Чешской области, субпровинции Аппохимчи и в Мальвинокаффрском царстве). К концу девона большое число особей обитало далеко от бентосного комплекса 1. Причины таких изменений неизвестны. Хотя возможно, что это результат начала вытеснения фильтраторов-брахиопод двустворчатыми моллюсками, которое непрерывно продолжалось вплоть до настоящего времени (эти изменения могли совпадать с заметным фаунистическим кризисом во фране — фамене).

Хаус [122], занимавшийся изученим распространения аммоноидей в девонское время, пришел к выводу, что провинциализм для них не был характерен. Он считает, что отличия распределения девонских аммонитов от распределения высокопровинциальных групп, таких, как брахиоподы, тетракораллы, трилобиты и т. д., было связано с тем, что оно контролировалось другими факторами окружающей среды. Однако нет оснований считать, что все группы должны были иметь одинаковое распространение, так как мы допускаем, что требования организмов к среде обитания могли быть совершенно различными. При определении разного биогеографического распределения различных групп животных весьма важно также учитывать разное время их появления и расцвета.

Условия обитания аммоноидей. Халлам [112] опубликовал данные об обилии юрских аммонитов, их таксономическом разнообразии и приуроченности к глубоководным или мелководным фациям. Он пришел к выводу, что аммониты (по крайней мере в юрское время) представляли собой обитавший на разной глубине нектон (отмечается большее таксономическое разнообразие глубоководных аммонитов по сравнению с мелководными). Скотт [223] предположил, что меловые аммониты Техаса обитали на разных глубинах. Ранее [38] я высказал предположение, что глубоководная, удаленная от берега фация девонских сланцев Виссенбахер (в ФРГ), содержащая дакриоконаридные тентакулитиды и аммоноидеи, является более глубоководной по сравнению с кембрийской фацией агностид и граптолитовой фацией силура — девона. Наличие аммоноидей в сланцах Бунденбах и в известняках Черри-Валли в штате Нью-Йорк (здесь аммоноидеи встречаются в прослое алевритистого известняка, ограниченного с обеих сторон черными сланцами, содержащими остатки стилиолинид) также хорошо согласуется с такой интерпретацией данных по девону. Поэтому аммоно-

идеи верхов нижнего девона и более молодых девонских отложений следует рассматривать как группу обитавших на разной глубине форм, ограниченных большей частью положениями, характерными для пелагического сообщества или по крайней мере для бентосных комплексов 5 и 6 и более глубокими. Предположение Кауэна и др. [86] о возможной зависимости скульптуры аммоноидей от глубины можно проверить на данных Халлема [112] и Скотта [223][80]. Данные Халлема, Скотта и Видмана [370] позволяют предполагать, что после девона некоторые группы аммоноидей эволюционировали таким образом, что заселили области моря более близкие к побережью, чем бентосный комплекс 5. Судя по современному нектону, весьма вероятно, что нектон в палеозое в некоторых случаях обитал на разных глубинах, так же как часть планктона и бентоса. Во всяком случае, распределение девонских аммоноидей очень хорошо коррелируется с таким выводом.

Синхронность начала и конца провинциализма

Ознакомившись со всей представленной в данной книге информацией, читатель придет к выводу, что провинциализм начинается и заканчивается синхронно, что он влияет на все группы организмов одновременно, и читателя вполне можно простить за это. Однако на разных страницах нашей книги можно найти данные, ясно свидетельствующие, что, хотя начало и конец провинциализма с точки зрения статистики для всех организмов почти одновременны, при детальном рассмотрении одного таксона за другим мы устанавливаем, что это совсем не так. Например, на рис. 25 показано, что в масштабе царства и области дифференциация в Рейнско-Чешской области и Восточно-Американском царстве происходит в пржидоле, тогда как в других подразделениях (в царствах Старого Света и Восточно-Американском) она происходит позже (преимущественно к началу жедина). На уровне бентосных комплексов Урало-Кордильерская область хорошо дифференцировалась к началу венлока (комплексы 5 и 4, но не 1—3). На уровне сообществ, родов и видов имеются подобные примеры отсутствия синхронности. Эти наблюдения согласуются с выводами о факторах, влияющих на провинциализм. Они дают основание предполагать, что многие взаимодействующие факторы, от которых зависит провинциализм, влияют на разные таксоны по-разному и что одни таксоны могут быть более чувствительны к определенным факторам, чем другие.

Статистические начало и конец провинциализма являются мерой реакции разных групп организмов на разные фаунистические барьеры и изолирующие механизмы, действующие в окружающей среде в разной степени в разное время. Абсолютно синхронное начало или конец провинциализма означали бы наличие катаклизмов, которые коренным образом влияли бы на все группы организмов. Для некоторых интервалов времени имеются свидетельства, позволяющие предполагать события, похожие на такие катаклизмы, например вымирание фаун и замещение их во фране — фамене. Данные, полученные в результате изучения ископаемых силура и девона до конца франа, указывают на сравнительно постепенное увеличение и уменьшение числа факторов, некоторые могли попеременно усиливать друг друга и противодействовать друг другу в разное время и способствовать провинциализму или космополитизму, изменяя скорости эволюции и вымирания. Мы не уверены даже в том, было ли синхронным возникновение способности к образованию материала, из которого формировались скелеты в начале кембрия, хотя, если бы у нас были более совершенные способы измерения времени, мы могли бы решить эту проблему.

Кембрий — ранний ордовик

Палмер [205, 206; письменное сообщение, 1972 г.] указывал, что для кембрийских трилобитов обширных платформ с их провинциальными фаунами шельфов характерна быстрая эволюция, тогда как для космополитных фаун краев шельфа и фаун из районов геосинклиналей характерна гораздо более медленная эволюция. Если предположить, что общая площадь распространения космополитных нешельфовых фаун намного превышает площадь распространения провинциальных фаун шельфов, то перед нами возникает картина, характерная для кембрия — раннего ордовика, когда величина популяции, члены которой скрещиваются между собой, обратно пропорциональна скорости эволюции. Однако современные данные не всегда свидетельствуют об этом. Вызывает недоумение парадокс, вытекающий из заключения Палмера о том, что кембрийский — раннеордовикский провинциализм связан с пространством, а не со временем, как это имело место в среднем ордовике и позже. Одно из возможных объяснений — требования, которые предъявляют трилобиты к среде обитания. Возможно, что на изолированных платформах существовали какие-то особые природные факторы, которых не было в районах геосинклиналей и которые создали условия, способствовавшие развитию эндемизма на этих платформах. Однако для трилобитов силура и девона, по-видимому, такой тип контроля нехарактерен. Не хотелось бы делать вывод, что организмы кембрия развивались по каким-то другим законам, отличавшимся от законов в более поздние периоды времени. Палмер также пришел к выводу, что в течение кембрия провинциальные фауны шельфов вымирали несколько раз и вновь пополнялись (его биомеры [204]) из внешельфового космополитного источника. Он показал, что такое поведение очень отличается от поведения послераннеордовикских шельфовых фаун, проявивших высокую степень постоянства во времени (некоторые фауны платформ действительно исчезали полностью, но большинство существовало непрерывно). Эту ситуацию пока трудно понять, но в конце концов мы должны построить какую-то логическую систему.

Таким образом, биомеры Палмера можно рассматривать как результаты повсеместных вымираний на платформах (возможно, приуроченных к отдельным изолированным платформам), которые не отразились в отложениях, удаленных от платформ, свидетельствующих о более непрерывной эволюции. Причина таких вымираний до сих пор остается неясной. Можно предположить влияние эвстатических или эпейрогенических изменений уровня моря, вызвавших сильное отступание морей со всеми вытекающими отсюда последствиями, но отсутствие карстовых явлений на контактах слоев с соседними биомерами дает основание предполагать, что изменения биомеров происходили ниже уровня моря.

Еще одно возможное объяснение заключается в таком распределении платформ в кембрии — нижнем ордовике, при котором личинки мелководных платформенных организмов не могли переноситься с одной платформы на другую, т. е. создавались условия изолированности платформ. Однако наши сведения о палеогеографии кембрия в настоящее время еще слишком скудны, чтобы мы могли с уверенностью принять или отвергнуть эту возможность.

Биомеры Палмера можно использовать при объяснении полного замещения позднеордовикских фаун Ричмонда в Северо-Американском царстве после их вымирания фаунами Северного силурийского царства (а возможно, фаунами, содержащимися в самых нижних частях известняка Эджвуд, который, по мнению Амсдена [7], относится к самому концу ордовика), хотя «источником» биомеров являются не удаленные от шельфов области, а просто другая платформа и геосинклинали.

Заключение Робисона [214] о том, что агностидные трилобиты океанов «по-видимому, имеют более широкие стратиграфические диапазоны, чем неагностидные трилобиты», согласуется с предположением, что нешельфовая фауна занимала большую площадь, чем более ограниченные по площади и быстрее эволюционирующие фауны платформ (таксономическая эволюция продуцировала больше родов в единицу времени), хотя Робисон [214], пытаясь объяснить свои наблюдения скоростей эволюции, акцентирует внимание на большей однородности океанических, удаленных от шельфов условий, а не на величине популяций.

Результаты анализа кембрийских фаун агностид, произведенного Яго [309], хорошо согласуются с выводами Робисона и позволяют распространить концепцию бентосных комплексов на кембрий (Яго указывал, что выделенные Эллесом [300] подразделения ордовика — силура в основном эквивалентны бентосным комплексам, как мы понимаем их в нашей книге). Яго подтверждает также, что агностиды представляли собой пелагические организмы.

III. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Глава 8

Выводы

В этой книге я попытался обобщить зависимость между размером популяции (числом особей) и скоростями эволюции и вымирания мелководного морского бентоса в силурийское и девонское время. Размер популяции я определял путем сравнения относительных площадей, занимаемых разными таксонами, предполагая, что размер популяции непосредственно зависит от занимаемой площади. Последние определялись путем изучения площади и распределения сообществ, в которых встречаются данные таксоны, а кроме того, площади биогеографических подразделений, в которых встречаются сами сообщества.

Информация по морским бентосным сообществам силура и раннего девона характеризуется исключительной полнотой. Данные по среднему девону оказались ограниченными. Обобщены также все имеющиеся зоогеографические данные по силуру и девону. Ввиду того что распределению большинства групп морских беспозвоночных уделялось не одинаковое внимание, мы имели исчерпывающие данные лишь по многочисленным брахиоподам, на которых и основаны наши выводы. Это положение, очевидно, следует исправить как можно скорее.

Мне также удалось суммировать данные о числе родов брахиопод, известных в каждом из ярусов силура — девона (почти 100 млн. лет). Я пытался определить встречаемость брахиопод (эндемичных и космополитных) в биогеографических подразделениях, установленных для каждого яруса. Обобщение данных по распространению сообществ этих брахиопод в бентосных комплексах проведено для всего вышеуказанного интервала времени.

Несмотря на то что полученные результаты могут оказаться предварительными и неполными, они позволяют сделать определенные выводы.

Выводы, касающиеся скоростей эволюции

1. Для всего силура и девона наблюдается четкая обратная зависимость между размером потенциально скрещиваемой популяции (измеренным по занимаемому ею ареалу) и скоростью изменения формы (т. е. ее органической эволюцией). Размер ареала определяется либо как площадь бентосного комплекса в период относительного космополитизма (лишь для нескольких подразделений мы смогли измерить площадь, занимаемую каждым сообществом в пределах бентосного комплекса), либо по размерам зоогеографической единицы и площади входящих сюда бентосных комплексов в периоды высокой степени провинциализма. В масштабе земного шара заметна более высокая скорость таксономической эволюции (больше новых таксонов на единицу времени) в интервалы провинциализма, чем во времена космополитизма. Выявляется общая тенденция: биогеографические подразделения, занимавшие меньшие территории (рис. 2, 41), характеризовались более

разнообразной фауной, чем более крупные подразделения (Тасманская и Кордильерская области царства Старого Света* в противоположность Рейнско-Чешской области и Восточно-Американское царство в противоположность царству Старого Света). Эту тенденцию осложняет проблема, связанная с необходимостью определить, встречаются ли разные сообщества в идентичных, но изолированных фациях [если они представляют очень различавшиеся условия среды, то весьма возможно, что степень разнообразия в большей степени могла быть результатом различий среды, чем размеров ареала, потому что очень трудно (или невозможно) представить себе определенные биотопы, в которых могли бы существовать разнообразные сообщества. Отсутствие известняковых и рифовых фаций в Мальвино-каффрском царстве можно параллелизовать с отсутствием в наше время рифов в полярных районах (в обоих случаях таксономическое разнообразие гораздо меньше, чем в рифовых фациях)]. Представляется, что этот самый главный фактор затушевывает роль других факторов окружающей среды.

2. При любом изучении факторов, влияющих на скорость эволюции морских беспозвоночных, следует рассматривать в глобальном масштабе размеры потенциально скрещивающихся популяций. Иными словами, можно заключить, что естественный отбор играл обычно важную роль в определении пути развития организмов, но не первостепенную роль в определении скорости их эволюции, если не будет доказано, что естественный отбор определяет размер популяции, члены которой скрещиваются между собой.

3. Наблюдается тенденция более низких скоростей эволюции в интервалы времени, когда имелось меньшее количество сообществ (рис. 22, *з*), из-за влияния размера популяций. А меньшее число сообществ может быть следствием либо физических факторов, таких, как однородность климата, либо биологических факторов, например эволюции в направлении увеличения широты ниши.

4. Космополитные таксоны имеют большую продолжительность существования (рис. 29), чем провинциальные, а также более высокую численность. Таким образом, космополитные таксоны являются космополитами во времени и пространстве. Они эволюционируют гораздо медленнее, чем провинциальные, и встречаются в самых разных сообществах (бентосные комплексы 2—5). Существуют веские доказательства, что космополиты не ограничены количественно и даже более многочисленны в так называемых «неустойчивых» условиях.

5. Имеются доказательства, что скорость эволюции не обнаруживает четкой связи с так называемыми «устойчивыми» или «неустойчивыми» условиями обитания.

6. Интервалы времени, характеризовавшиеся обилием и широким распространением рифов (рис. 22, *н*), хорошо коррелируются с увеличением скоростей эволюции, очевидно, благодаря многочисленности изолированных, небольших, связанных с рифами, быстро эволюционировавших популяций.

7. Делается вывод, что во времена расцвета как провинциализма, так и космополитизма условия обитания оказывают меньшее влияние на скорость эволюции, чем величина популяции.

8. Не наблюдалось прямой зависимости между скоростью эволюции и периодами трансгрессии или регрессии, хотя оба эти явления в какие-то отдельные промежутки времени на определенных площадях оказывали свое влияние наряду с другими факторами (география, климат, морские течения) на создание барьеров, препятствовавших распространению фауны, что в свою очередь влияло на величину свободно скрещивающихся популя-

* Под палеогеографическим царством Старого Света, очевидно, понимается территория, включающая и часть Нового Света (Кордильеры в Северной Америке).— *Прим. ред.*

ций. Однако при прочих равных факторах в периоды регрессии должна увеличиваться скорость филетической эволюции.

9. Установлено, что борьба за пищу и жизненное пространство, очевидно, не является первостепенным фактором, определяющим скорость эволюции.

10. Четкая обратная зависимость между величиной популяции и скоростью эволюции относится как к морским, так и неморским организмам, как к низкоорганизованным, так и высокоорганизованным группам. Отсутствие такой зависимости у некоторых организмов (для небольших популяций характерна медленная брадителическая эволюция; большие популяции характеризуются быстрой тахителической эволюцией) указывает на важность дополнительных факторов, оказывающих второстепенное влияние на скорость эволюции.

11. Кажущаяся корреляция более высокой скорости эволюции с наземными и высокоорганизованными организмами в противоположность морским и низкоорганизованным группам легко объясняется влиянием величины популяции; наземные организмы обычно образуют более мелкие популяции, чем морские, а многие «низшие» группы — более крупные популяции, чем высокоорганизованные. Таким образом, очевидно, что многие «низшие» группы — морские, а многие «высшие» — наземные. Существует настолько много исключений из правил о корреляции между «высшими» и «низшими», морскими и наземными организмами и скоростью эволюции (прекрасные примеры — аммониты и фузулиниды), что оценить важность фактора величины популяции не представляет для нас никакого труда[81].

Выводы, касающиеся биогеографии силура — девона

12. Для морского бентоса лландовери характерен переход от довольно высокой степени космополитизма к провинциализму (установившемуся после окончания позднего ордовика, характеризовавшегося более провинциальной фауной) (табл. III).

13. Для этого бентоса характерно увеличение степени провинциализма в интервале венлок — пржидол (табл. III).

14. Морской бентос характеризовался высоким провинциализмом в раннем и среднем девоне (самая высокая степень — во второй половине раннего девона), который завершился в позднем девоне (во франское время он уже практически отсутствовал и затем сменился космополитизмом) (табл. III, рис. 31).

15. В силуре — девоне не было никакой зависимости между интервалами высокой степени провинциализма и периодами максимального орогенеза. Данные по другим отрезкам времени позволяют говорить, что ни провинциализм, ни скорость эволюции никак не связаны с орогенией (рис. 22, *и*).

Скорость вымирания

16. Скорость вымирания морского бентоса возрастает в конце ряда интервалов высокого провинциализма, наводя на мысль, что в некоторых случаях важную роль играет борьба между сходно адаптированными формами.

17. Крупным вымираниям может предшествовать распространение либо высококосмополитных, либо высокопровинциальных фаун, а после вымирания также могут появиться фауны, характеризующиеся высокой степенью космополитизма или провинциализмом. Для факторов, вызывающих крупные вымирания, и факторов, способствующих космополитизму или провинциализму, не характерны прямые взаимоотношения.

Воды высокой солености как биогеографический барьер

18. Наличие больших площадей, занятых водами высокой солености в центральных частях северного полушария и на австралийских платформах в позднем силуре — среднем девоне (на что указывает присутствие эвапоритов и сообществ, характерных для вод высокой солености), а также провинциализм фауны (рис. 37—41), возможно, говорят о том, что большие массы очень соленой воды на платформах в этот интервал времени вполне могли способствовать образованию барьеров, следствием которых был провинциализм. Вполне возможно, что повышенная соленость была результатом климатического режима в сочетании с ограниченной циркуляцией, при котором в центральных частях платформ скорость испарения была выше, чем поступление дождевых вод, необходимых для поддержания нормальной солености морской воды (при отсутствии большого привноса речных вод).

Незначительная роль доломитизации в формировании биогеографического барьера

19. Существует предположение, что вторичный доломит осадочного происхождения, замещающий в огромных количествах известняки, отложившиеся в условиях сублиторальной зоны на кембрийских и силурийских платформах (в отличие от докембрийских и послесилурийских), образовался путем биотической доломитизации. Предположение о биотической доломитизации согласуется со слабым водообменом между бассейнами океана и обширных платформ. Недостаточный водообмен делает возможным цикл, в котором деятельность организмов удаляет кальций из воды, что в свою очередь позволяет избыточному магнию в какой-то степени замещать известковый детрит на дне моря. Последний постоянно подвержен растворению. Растворение материала с различной растворимостью приводит к тому, что какая-то часть доломита остается нерастворенной и может накапливаться в течение некоторого промежутка времени в остатке. Такой процесс доломитизации не должен был оказывать никакого влияния на биогеографию и условия существования бентоса.

Разнообразие видов

20. Разнообразие видов брахиопод в сообществе уменьшается по мере того, как какие-либо виды увеличивают свою численность.

21. Разнообразие видов, очевидно, достигает максимума почти «мгновенно» с точки зрения геологии. Это, видимо, относится как к рифовым сообществам, так и сообществам ровного дна. Концепция стабильности во времени (если таковая действительно существует) вообще предусматривает очень небольшие (с геологической точки зрения) отрезки времени, в которые происходит выравнивание до устойчивого состояния, способного затем сохраняться в течение многих десятков миллионов лет.

Устойчивость среды обитания таксонов в процессе эволюции

22. Изучение положения силурийских и девонских брахиопод в бентосных комплексах привело нас к выводу, что в течение этого интервала времени основная масса брахиопод не изменила своего положения (рис. 35). Небольшая часть их эволюционировала так, что пределы их распространения в бентосных комплексах несколько сузились. У другой группы брахиопод границы обитания, наоборот, расширились. Третьи преобразовались

в сообщества с небольшим таксономическим разнообразием (в противоположность прежним высокоразнообразным сообществам). Четвертые эволюционировали так, что стали частью ассоциаций с большим таксономическим разнообразием по сравнению с ранее таксономически бедными ассоциациями, но основная масса все-таки осталась в прежнем положении. Все это позволяет считать, что общая тенденция состоит в том, что большинство таксонов не изменило своих требований к среде обитания в процессе органической эволюции за значительный промежуток геологического времени. Этот вывод имеет решающее значение при оценке сходства и различия таксонов, которые занимают функционально одинаковые позиции в различных биогеографических подразделениях.

23. И наконец, самый важный вывод состоит в том, что именно взаимодействие всех факторов, отраженных в геологической летописи (провинциализм по сравнению с космополитизмом, регрессия по сравнению с трансгрессией, обилие рифов по сравнению с отсутствием их, климат с большими перепадами температур по сравнению с однородным климатом, большое число сообществ животных по сравнению с небольшим) в сочетании с другими факторами, которые мы не можем просто определить или измерить (к ним относится и такой фактор, как наличие пищевых ресурсов) в геологической летописи этого времени, и определяло размеры скрещивающихся популяций в разное время, а значит, в первую очередь контролировало скорости эволюции (рис. 33).

Из приведенного обзора остатков бентоса силура — девона кажется маловероятным, что в этот интервал времени интенсивность космического излучения, которое могло влиять на скорость эволюции, сильно изменялось, хотя не следует исключать и гипотезу о столкновении комет. Как только мы упорядочим данные о разных по величине популяциях, можно будет приступить к анализу влияния на скорость эволюции различных второстепенных факторов[82].

Все выводы, к которым я пришел в этой книге, основаны на двух допущениях. Если они не верны, то мои выводы теряют всякую ценность.

1. Данные об ископаемых брахиоподах приблизительно отражают действительно существовавшие взаимоотношения.

2. Легкость, с которой брахиподы фоссилизируются, и их сохранность в геологических разрезах на протяжении всего фанерозоя существенно не изменились. Иными словами, мы принимаем, что брахиоподы одного интервала времени, вероятно, сохранились в виде ископаемых так же хорошо, как и брахиоподы других интервалов времени.

Приложение I

Описание новых таксонов,
необходимых для лучшего понимания проблем силура и девона,
рассмотренных в данной книге

Надсемейство Enteletacea
Семейство Rhipidomellidae
Подсемейство Rhipidomellinae
Род *Discomyorthis* Johnson, 1970

Описание. Джонсон [130] установил в рипидомеллинидах род *Discomyorthis* и включил в него раковины, брюшная створка которых имеет большие отпечатки дидукторов, что служит отличием его от близкородственного рода *Dalejina.* Кроме того, виды *Discomyorthis* гораздо крупнее по размерам, чем представители *Dalejina* (исключение составляет *Discomyorthis oblata*, которая в этом смысле является переходной). Большинство, но не все виды *Discomyorthis* имеют более плоские брюшные створки, чем *Dalejina.* Ниже мы даем перечень видов, относящихся к *Discomyorthis* — очень важному роду для изучения биогеографии девона (характерен для Восточно-Американского царства).

Orthis alsus Hall, 1863, 16th Rep. N.Y. St. Cab. Nat. Hist., p. 33.
Rhipidomella musculosa var. *arctisinuata* Schuchert, 1913, Md. Geol. Surv., L. Dev., p. 306, plate 55, fig. 21, 22.
Orthis oblata emarginata Hall, 1859, Paleontol., N. Y., 3, p. 164, plate 10A, fig. 4—6.
Orthis eryna Hall, 1863, 11th Rep. N. Y. St. Cab. Nat. Hist., p. 35.
Orthis musculosa Hall, 1857, N. Y. St. Cab. Nat. Hist. Ann. Rep., 10, p. 46.
Rhipidomella musculosa var. *solaris* Clarke, 1907, N. Y. St. Mus. Bull., 107, p. 284, fig. 1, 3.
Orthis oblata Hall, 1857, 10th Rep. N. Y. St. Cab. Nat. Hist., p. 41, fig. 1—5.
Orthis hartti Rathbun, 1879, Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 20, p. 23.
Rhipidomella hybridoides Clarke, 1907, Bull. N.Y. St. Mus., 107, p. 282.
Orthis livia Billings, 1860, Can. J., N. Ser., 5, p. 267, fig. 14—16.
Rhipidomella preoblata Weller, 1903, Geol. Surv. N.Y. Paleontol., 3, p. 232, plate 20, fig. 25, 26.
Dalejina kinsuiensis Hamada, 1971, Paleontol. Soc. Japan, Spec. Pap., 15, 41, 42, plate 3, fig. 1—12; plate 4, fig. 1—9, pl. 29, fig. 3—8.

Подсемейство Proschizophoriinae Boucot, Gauri, Johnson, 1966
Род *Baturria* Carls, 1973
Baturria mexicana, nov. sp.
(Табл. II, 1—9)

Диагноз. Раковина плоско-выпуклая до вогнуто-выпуклой с плоской или слегка вогнутой спинной створкой и слегка выпуклой брюшной створкой. Мускульное поле брюшной створки сплошное, сердцевидное по форме. Замочный отросток прямой, с ровными краями и переходит спереди в широкую

миофрагму. Отпечатки мускулов слабые и состоят из двух пар отпечатков аддукторов; передние отпечатки более крупные. Сзади сбоку мускулы ограничены валиками, отходящими от брахиофор.

Сравнение. Baturria mexicana не имеет такой выпуклой спинной створки и сравнительно плоской брюшной створки, а также такого массивного разделенного вентрального мускульного поля, как *Proschizophoria. B. mexicana* отличается от *Cordatomyonia* тем, что имеет плоскую или слегка вогнутую, а не выпуклую спинную створку. У *B. mexicana* отсутствуют разделенные мускульные отпечатки и расщепленный замочный отросток, имеющийся в брюшной створке *Cordatomyonia*. От *Idiorthis B. mexicana* отличается отсутствием почти септообразной миофрагмы и массивных брахиофор в спинной створке и гораздо меньшими мускульными отпечатками в брюшной. Раковина *Idiorthis* имеет сравнительно круглую форму, а *B. mexicana* — удлиненную. *B. mexicana* больше всего похожа на *Baturria simonae* особенно на ранних стадиях развития этого вида в лудлове и пржидоле, но *B. simonae* имеет четко разделенное на три части мускульное поле брюшной створки, очень широкую миофрагму спинной створки и сравнительно выпуклую спинную створку на поздней стадии развития, а также раздвоенный посредине замочный отросток.

Внешний вид. Размер раковин от среднего до крупного. Вид сбоку —от плоско-выпуклого до слегка вогнуто-выпуклого. Брюшная створка несколько выпуклая. Спинная створка имеет широкий слаборазвитый округлый синус, а брюшная створка соответственно — седло. Очертания раковины эллипсовидные, сечение — удлиненное. Максимальная ширина — несколько спереди от прямого замочного края. Интерареи брюшной и спинной створок узкие, апсаклинные. Дельтириум открытый, имеет угол около 90°. Поверхность раковины ребристая. Ребра увеличиваются за счет бифуркации, начинаются в зоне макушки. Четкие концентрические линии нарастания.

Внутреннее строение спинной створки. Брахиофоры пластинообразные, выступают вперед в виде складки вторичного раковинного вещества, которое спереди и сбоку окружает мускульное поле. Замочный отросток лезвиеобразный, от него отходит широкая низкая миофрагма, идущая примерно до середины створки. Фулькральные пластины отсутствуют. Имеются горизонтальные структуры (такие же, как у прошизофорид, например у *Baturria simonae*). Их положение отличается от положения настоящих фулькральных пластин у шизофорид *Schizophoria*, *Salopina* и *Megasalopina*, которые представляют собой пластинообразные структуры, направленные под углом примерно 45° к замочному краю и опускающиеся к срединной линии, а не параллельные замочному краю и не опускающиеся к дну створки в середине ее). Мускульное поле выражено слабо, разделено на две пары аддукторов. Передняя пара крупнее, чем задняя. Внутренняя поверхность гладкая, за исключением периферии, имеющей следы ребер.

Внутреннее строение брюшной створки. Мускульное поле, неразделенное, ограничено по бокам короткими лезвиеобразными зубными пластинами. Зубы маленькие, острые. Мускульное поле, находящееся на возвышении из вторичного материала, слегка приподнято над дном створки. Внутренняя поверхность гладкая, с отпечатками ребер по периферии.

Местонахождение. Участок Са-1775 д-ра Муррея, Каньон-Перегрина в окрестности Куидад-Виктория, штат Тамаулипас, Мексика. Сборы Карилло, компания «Petroleos Mexicanos» (1959 г.).

Голотип. Национальный музей США, № 181155.

Изображение образцов см. табл. II, № 181156—181159, Национальный музей США.

Надсемейство Porambonitacea Davidson, 1853

Семейство Camerellidae Hall and Clarke, 1894

Подсемейство Camerellinae Hall and Clarke, 1894
Род *Llanoella* nov. gen.
(Табл. III, 1—16)

Типовой вид: Llanoella stephensi, nov. sp.

Диагноз. Llanoella введена для выделения камереллиды с сильно выраженным седлом и соответствующим ему синусом, имеющей гладкую наружную поверхность и хорошо развитые спондилиум и круралиум. По периферии снаружи иногда имеется несколько слабо выраженных округлых в поперечном сечении ребер. Круралиум уникален тем, что медиодистальные края его разрастаются в форме двух длинных приблизительно цилиндрических структур, которые едва не соприкасаются посередине.

Сравнение. По своему внутреннему строению *Llanoella* выделяется среди Camerellidae особенностями кардиналия спинной створки. Внешне *Llanoella* очень похожа, фактически гомеоморфна со *Stenocamara* (подсемейство Stenocamarinae семейства Camerellidae), но *Stenocamara* не имеет спондилиума в брюшной створке и имеет очень отличающийся кардиналий спинной створки (вид *S. perplexa* Cooper, 1956, внешне очень похож на *L. stephensi)*. Отсутствие боковых гребней на брахиальных пластинах отличает *Llanoella* от парастрофинид. По внешнему облику *Llanoella* также похожа на *Camerella* и *Perimecocoelia.*

Замечания. Барнс и др. [11] сообщают о *L. stephensi* из Техаса как об 1—3 новых видах *Parastrophinella*, но после изучения ее внутреннего строения (боковые гребни) и внешнего облика (наличие радиальной скульптуры) становится невозможным отнесение ее к *Parastrophinella.* Джонсон [130] описал форму из Невады как «*Camerella*» sp. на основании плохо сохранившихся окремненных экземпляров, которая, конечно, также принадлежит к *L. stephensi* и встречается в породах примерно того же возраста (жединского) что и *L. stephensi* в Техасе. *L. stephensi* является самой многочисленной брахиоподой в известняках Пиллар-Блафф в районе Ллано, тогда как *L.* sp. встречается редко как в зоне *Spinoplasia* в известняках Раббит-Хилл, так и в зоне *Quadrithyris* в известняках Уиндмилл (из первой известны 16 экземпляров, из второй — два) в центральной Неваде. *Llanoella* — единственная представительница камереллид в девоне.

Внешний вид. Раковина удлиненно-овальная, ширина составляет одну треть длины. Наибольшая ширина — около срединной линии. Задняя часть створки плавно изгибается вперед и вбок; боковые края сильно закруглены; передний край закруглен плавно. Передняя комиссура сильно складчатая. Спинная створка имеет сильно развитое высокое седло прямоугольного сечения, бока которого круто опускаются к гладким бокам створки. Седло протягивается кпереди и начинается несколько впереди макушки. Макушка спинной створки изгибается над макушкой брюшной створки. Скульптура раковины состоит из слабо выраженных концентрических линий нарастания и слабых широких периферийных ребер (два-три на каждом боку, два на седле), разделенных промежутками такой же формы. Мелкие и средние раковины ребер не имеют. Выпуклость спинной створки в два раза больше, чем брюшной.

Внутреннее строение брюшной створки. Брюшная створка имеет срединную септу, поддерживающую спондилиум (рис. 43). Относительные размеры и пропорции септы, а также спондилиума аналогичны имеющимся у других камереллид. Сильного утолщения раковины в зоне макушки не наблюдается.

Внутреннее строение спинной створки. На рис. 44 (любезно сделанных Стефенсом) показана серия разрезов кардиналия. Следует отметить особое строение круралиума, который сзади приобретает почти трубчатую форму благодаря стержнеобразным структурам (форму этих структур можно видеть на иллюстрациях, приведенных в работе Джонсона [130]).

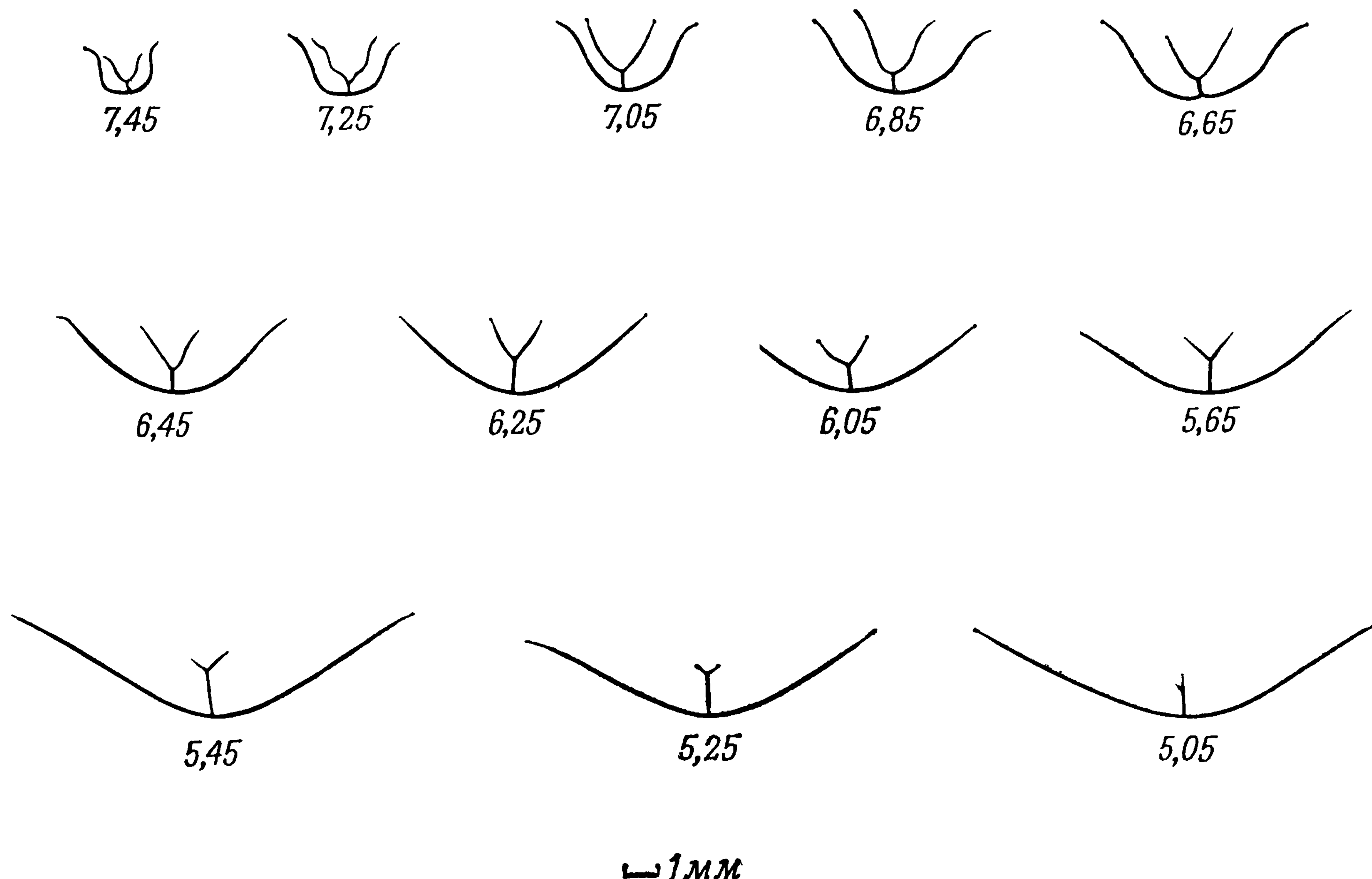


РИС. 43. Серия последовательных сечений брюшной створки *Llanoella stephensi*.

Расстояние между сечениями измерено с точностью 0,05 мм. Реплики вместе с типовыми экземплярами хранятся в Национальном музее США.

Голотип. Национальный музей США, № 188546.

Изображение образцов см. табл. III, № 188543—45, 188547—48, Национальный музей США.

Семейство Parastrophinidae Ulrich and Cooper, 1938

Род *Grayina* Boucot, gen. nov.

Типовой вид: Anastrophia magnifica Kozlowski, 1929, стр. 140, рис. 42 в тексте, табл. 4, фиг. 14—16.

Диагноз. Анастрофиды с крупными ребрами и четко выраженной бифуркацией ребер по краям седла и синуса. Небольшие и средние размеры раковин. Длинный замочный край.

Сравнение. *Grayina* характеризуется меньшими размерами и более крупными ребрами, чем *Anastrophia (Anastrophia)*. Размеры раковин в разных местах земного шара различны. *Grayina magnifica* имеет более длинный замочный край, чем *A. (Anastrophia)* или *A. (Savageina)*. *A. (Savageina) deflexa*, возможно, является предком обоих таксонов.

Описание. Типовой вид прекрасно описан Козловским (1929 г.).

Замечания. *A. (Savageina) deflexa*, как показали Шухерт и Купер (1932 г.), имеет гребни на боковых сторонах спондилиума— особенность, не свойственная ни *Grayina magnifica*, ни *A. (Anastrophia)*.

Распространение. *Grayina* была обнаружена в отложениях венлока — зигена Северного силурийского царства, Урало-Кордильерской области и царства Старого Света.

Экология. *Grayina* встречается в сообществах с большим таксономическим разнообразием, в положениях, характерных для бентосных комплексов 3—5.

Видовой состав:

Anastrophia magnifica Kozlowski, 1929

Anastrophia magnifica australis Savage, 1971

Anastrophia praemagnifica Kulkov, 1967

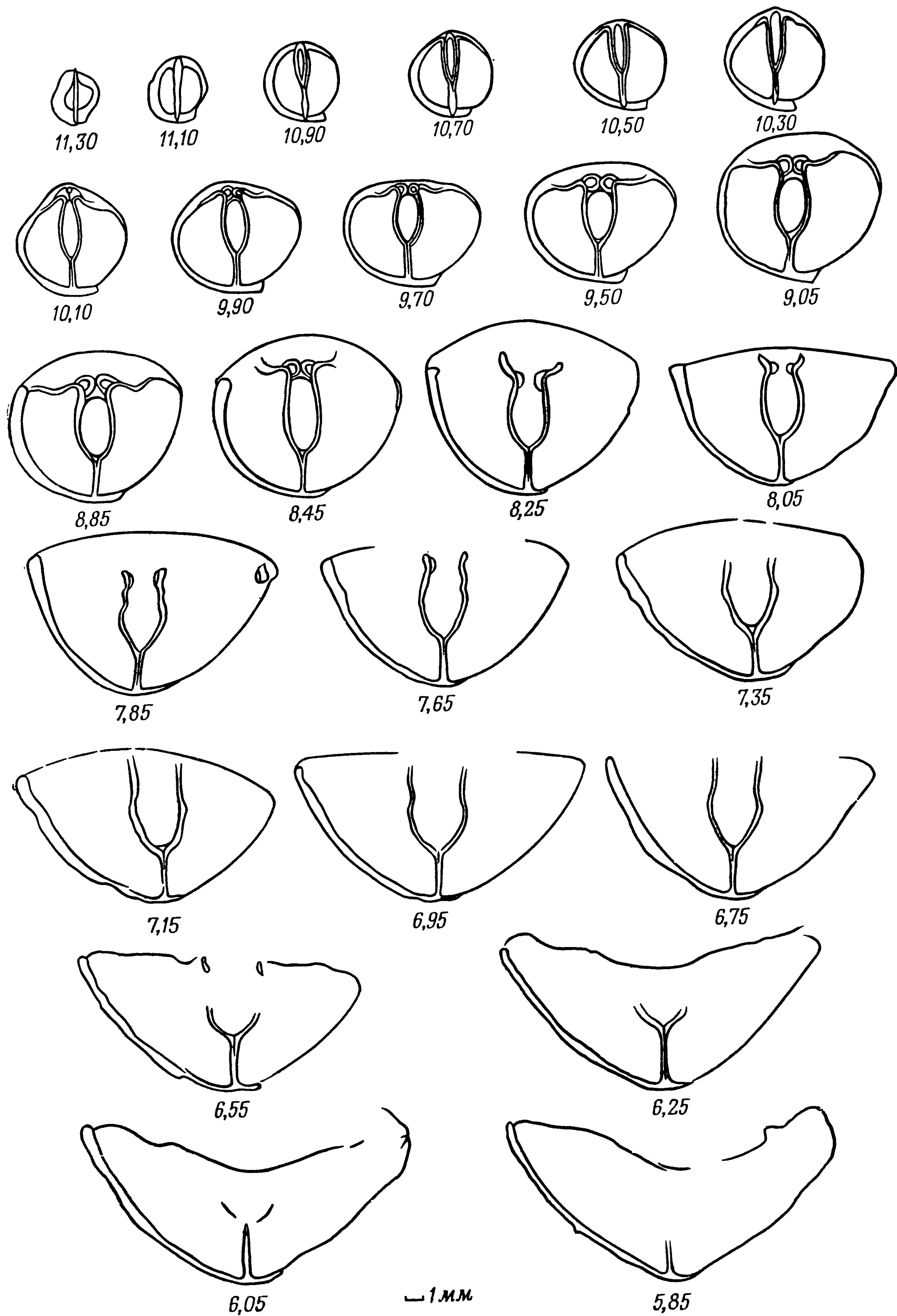


РИС. 44. Серия последовательных сечений спинной створки *Llanoella stephensi*.

Расстояние между сечениями измерено с точностью 0,05 мм. Реплики вместе с типовыми экземплярами хранятся в Национальном музее США.

Род *Anastrophia* Hall, 1867
Подрод *Savageina* subgen. nov.

Комментарии. Севидж [222] дал очень хорошее описание морфологических, географических и стратиграфических характеристик разных видов, ранее относившихся к *Anastrophia*. Он разделил анастрофид на две большие группы. Группа *A. magnifica* здесь рассматривается как новый род *Grayina*, а группа *A. deflexa* здесь разделена на подрод *Anastrophia* (*Anastrophia*) с типовыми видом *A. verneuli* и видом *A. grossa* Amsden, 1958, и подрод *Anastrophia* (*Savageina*) с типовым видом *A. deflexa*.

Типовой вид: *Terebratula deflexa* Sowerby, 1839, силурийская система II, стр. 625, табл. 12, фиг. 14.

Диагноз. Мелкий представитель вида *Anastrophia*.

Сравнение. Не имеет такого длинного замочного края, как *Grayina*, а по размерам в два раза меньше *Anastrophia* (*Anastrophia*).

Описание. Описание типичного представителя подрода приведено Амсденом [5].

Замечания. Севидж [222] приводит онтогенез *Grayina magnifica australis*. Он считает, что подвид прошел через стадию *A. deflexa*, имеющую короткий замочный край. Следуя предположениям Севиджа [222], стратиграфическое и географическое распространения дают основание предполагать, что как *Grayina*, так и *A.* (*Anastrophia*) произошли от силурийского вида *A.* (*Savageina*).

Распространение. Венлок — лудлов Северного силурийского царства и Северо-Атлантической области [222].

Экология. A. (*Anastrophia*) и *A.* (*Savageina*), а также *Grayina* относятся к таксономически очень разнообразным сообществам бентосных комплексов 3—5.

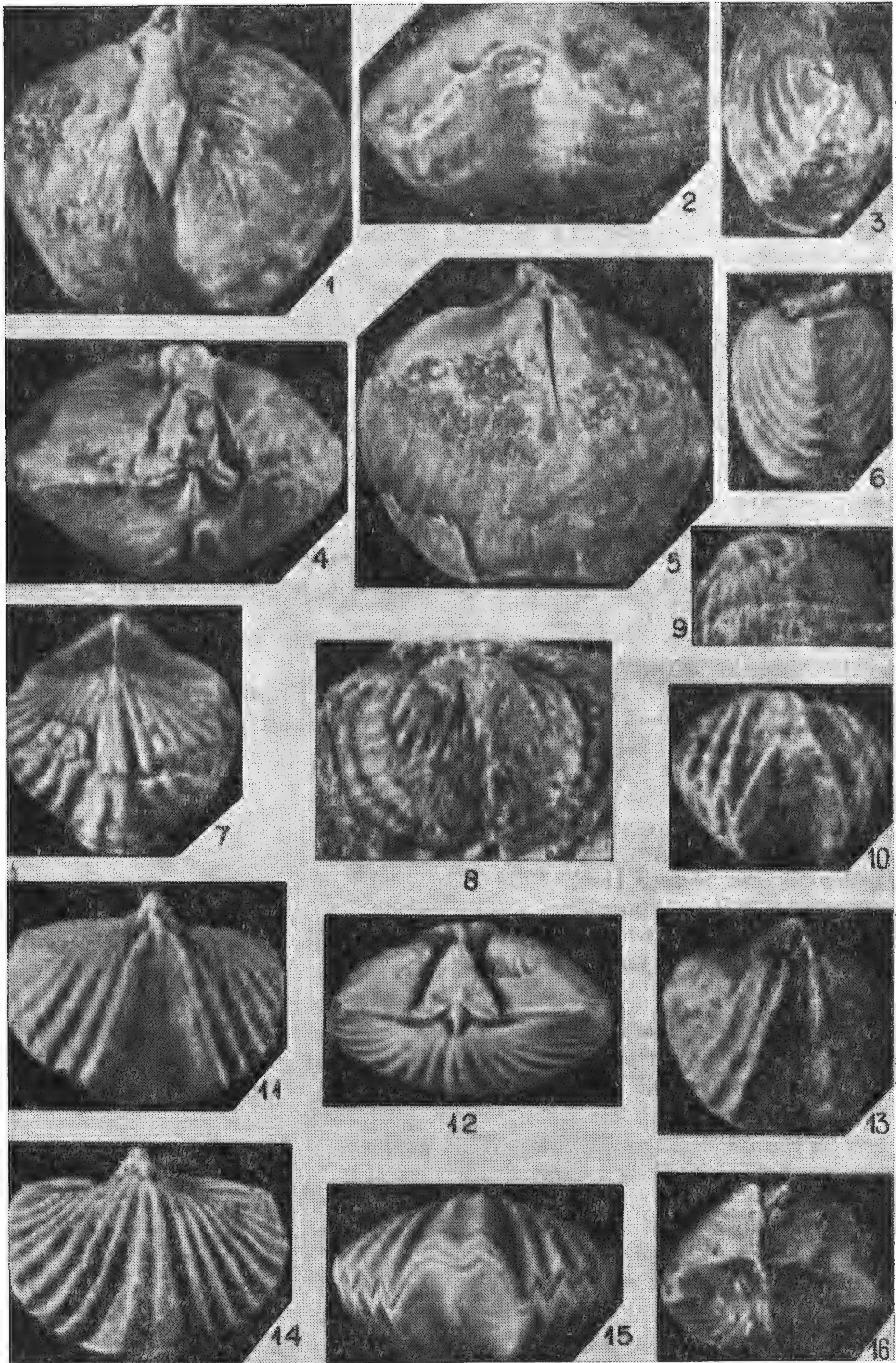
Видовой состав:
Anastrophia acutiplicata Amsden, 1949
Terebratula deflexa Sowerby, 1868
Anastrophia delicata Amsden, 1951
Anastrophic internascens Hall, 1879
Pentamerus podolicus Wenjukow, 1899 (Севидж [222] считал этот вид лландоверийским. Недавние исследования показали, что содержащая его Китайгородская формация относится к венлоку).

Надсемейство Pentameracea M'Coy, 1844
Семейство Gypidulidae Schuchert and Le Vene, 1929
Род *Amsdenina* Boucot, gen. nov.

Sieberella roemeri Hall and Clarke, 1892, стр. 247, табл. 2, фиг. 6
Sieberella roemeri Hall and Clarke, 1892, Amsden, 1949, стр. 49, 50, табл. 2, фиг. 1—4
Sieberella roemeri Hall and Clarke, 1892, Amsden, 1951, стр. 79, табл. 16, фиг. 36—40.
Типовой вид: Sieberella roemeri Hall and Clarke, 1892.

Диагноз. Гипидулидные брахиоподы, у которых спинная створка имеет срединную септу, образованную срединным соединением брахиальных пластин (как у *Sieberella)* и ассоциирующуюся со скульптурой на обеих створках, которая состоит из округленных ребер на периферии, разделенных закругленными промежутками.

Сравнение. Amsdenina легко отличить от *Sieberella*, так как последняя имеет радиальные ребра треугольного сечения, разделенные V-образными промежутками. *Biseptum* имеет гораздо более вздутую форму и сильно загну-


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

тую внутрь макушку спинной створки. *Gypidulella* имеет очень слабо развитые мелкие ребра. *Gypidulina* отличается гладкой раковиной. *Pentamerella* в отличие от *Amsdenina* и большинства других гипидулид имеет седло и синус соответственно на спинной и брюшной створках.

Описание. Описание типового вида приведено Амсденом [5, 6].

Замечания. *Amsdenina roemeri* по традиции относили к *Sieberella*, но различия в скульптуре указывают на ее особое положение, а время ее существования (поздний силур, лудлов — пржидол, а не нижний девон, жедин — эмс) и отсутствие переходных форм указывают на то, что ее следует рассматривать как отдельный таксон.

Распространение. Установлено присутствие *Amsdenina* в лудловских отложениях штатов Теннесси и Оклахома, а также штатов Мидконтинента; в отложениях пржидола в нескольких местонахождениях в северных Аппалачах.

Экология. *Amsdenina* встречается в сообществе *Dicaelosia* — *Orthostrophella* и сама по себе — в однотаксонном сообществе гипидулид.

Подотряд Chonetidina Muir-Wood, 1955
Надсемейство Chonetacea Bronn, 1862
Семейство Chonetidae Bronn, 1862
Подсемейство Chonetinae Bronn, 1862
Род *Amosina* Boucot, gen. nov.

Chonetes fuertensis Kayser, 1847, Z. Dtsch. Geol. Gesell., 49, стр. 274—317.
Chonetes fuertensis Kayser, 1897, Thomas, 1905, Z. Dtsch. Geol. Gesell., 57, стр. 260
Chonetes fuertensis Kayser, 1847, Castellaro, 1959, Rev. Asoc. Geol. Argentina, XIII (1), стр. 51—53, табл. III, фиг. 17—20.
Chonetes fuertensis Kayser, 1897, Castellaro, 1966, Guia Paleontol. Argentina, I: Paleozoica, Seccion III, Faunas Siluricas, стр. 31—32.

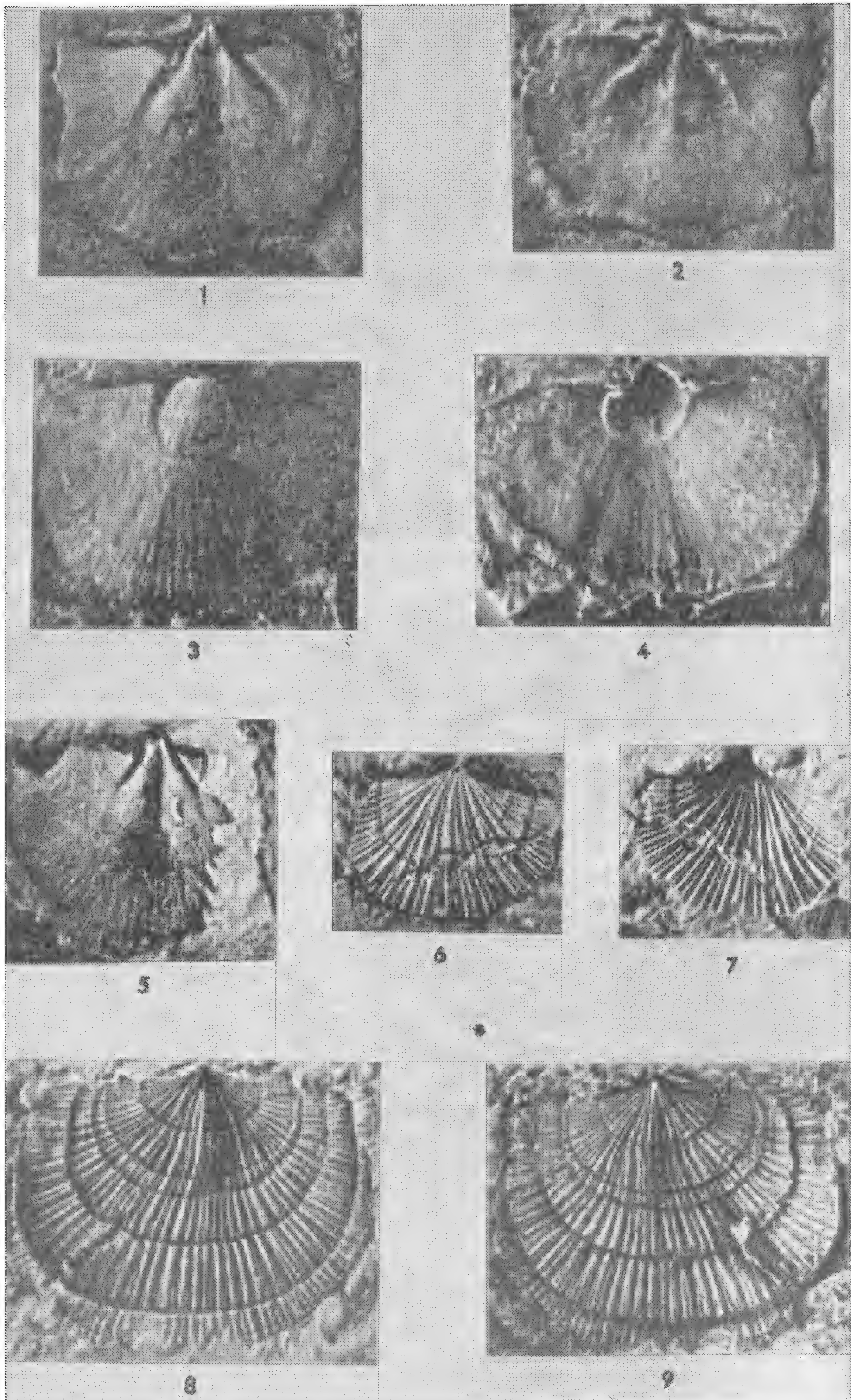
Типовой вид: Chonetes fuertensis Kayser, 1897, стр. 300—301, табл. X, фиг. 3.

Диагноз. Кастелларо (1959 г.) дал прекрасное определение и описание типового вида *Amosina*. Для *Amosina* характерны близкие к прямоугольным очертания вытянутых в ширину брюшных створок с очень глубоким синусом и соответствующим ему седлом на спинной створке. Кроме того, имеется рельефно выраженнная срединная струйчатость и небольшая срединная

Таблица I.

Брахиоподы из известняков эйфеля.

1, 2, 4, 5 — *Athyris* cf. *A. undata* (местонахождение № 6043, южный берег реки Фамин вблизи Сент-Жорж-де-Бос).
1 — ядро со стороны брюшной створки (x2); обр. 31231.
4 — вид ядра сзади (x2); обр. 31231.
5 — ядро со стороны спинной створки (x2); обр. 31231.
2 — вид ядра спереди (x2); обр. 31231.
3, 6, 7, 10—16 — *Brevispirifer* cf. *B. gregarius* (местонахождение № 6042, южный берег реки Фамин вблизи Сент-Жорж-де-Бос).
3 — вид сбоку (x2); обр. 21233.
6 — вид сбоку (x2); обр. 21232.
7 — вид со стороны спинной створки (x2); обр. 21233.
10 — вид спереди (x2); обр. 21233.
11 — ядро, вид со стороны брюшной створки (x2); обр. 21232.
12 — ядро, вид сзади (x2); обр. 31232.
13 — вид со стороны брюшной створки (x2); обр. 21233.
14 — ядро со стороны спинной створки (x2); обр. 31232.
15 — вид ядра спереди (x2); обр. 21232.
16 — вид ядра сзади (x2); обр. 21233.
8, 9 — *Teichostrophia*? sp. (местонахождение № 13679, Сент-Жорж-де-Бос).
8 — ядро брюшной створки (x2,5). Обратите внимание на краевой валик, характерный для *Teichostrophia* (также имеющийся у *Ancylostrophia*, которая, однако, имеет другое внутреннее строение). Обр. 21234.
9 — ядро брюшной створки, вид сбоку (x2,5); обр. 21234.


1
2
3
4
5
6
7
8
9

ребристая зона, состоящая из рельефно выраженной струйчатости и дополнительных более тонких струек. Края синуса сравнительно угловатые. Размеры раковины небольшие.

Сравнение. Среди силурийских и девонских хонетид нет никаких других, имеющих внешнее сходство с *Amosina*. *Mesolobus* из пермокарбоновых отложений несколько напоминает *Amosina* тем, что имеет отчетливый синус на брюшной створке, боковые края которого закруглены, а не угловаты, срединная складчатость гораздо сильнее и складки имеют очень округлое поперечное сечение. По внутреннему строению *Mesolobus* сильно отличается от *Amosina*.

Описание. Кастелларо (1959 г.) дает подробное описание *A. fuertensis* — единственного вида, относящегося к этому роду.

Замечания. Amosina представляет собой небольшую, несколько прямоугольной формы *Strophochonetes*, имеющую сильно струйчатую брюшную створку с угловатыми краями и приподнятую зону срединных ребер с сильной срединной струйчатостью. Внутреннее строение — срединная перегородка и короткий андеридий спинной створки сильно сближает ее с *Strophochonetes*. *Protochonetes stappenbecki* — единственная хонетида из силурийских отложений Мальвинокаффрского царства — имеет форму, обычную для хонетид.

Распространение. Amosina является родом хонетид из силурийских отложений Мальвинокаффра и обнаружена лишь в силуре Прекордильера-де-Сан-Хуан, Аргентина (Кастелларо, 1959, 1966 гг.), и в районе Титикака на юге Перу (участок Лаубахера 540). Точное время существования *Amosina* в Аргентине и Перу неизвестно, но, по-видимому, оно не выходит за пределы позднего лландовери — лудлова. Послелудловские потомки *Amosina* нам не известны.

Экология. Amosina встречается отдельно и как член сообщества *Harringtonina* в Прекордильера-де-Сан-Хуан в Аргентине и на юге Перу. Небольшие размеры *Amosina* по сравнению с другими силурийскими хонетидами в то время, когда она была известна только в Прекордильера-де-Сан-Хуан, объясняли воздействием факторов окружающей среды, а теперь, когда она обнаружена на юге Перу (где она также имеет небольшие размеры), такое объяснение не может считаться удовлетворительным. Следует отметить, что в этих же районах силурийская лептоцелида *Harringtonina* также имеет маленькие размеры по сравнению с лептоцелидами (*Eocoelia*) Северного силурийского царства северного полушария и с девонскими лептоцелидами южного и северного полушарий. Эти наблюдения согласуются с выводами о том, что силурийские брахиоподы обычно более мелкие, чем их девонские потомки.

Надсемейство Atrypacea

Семейство Leptocoelidae Boucot and Gill, 1956

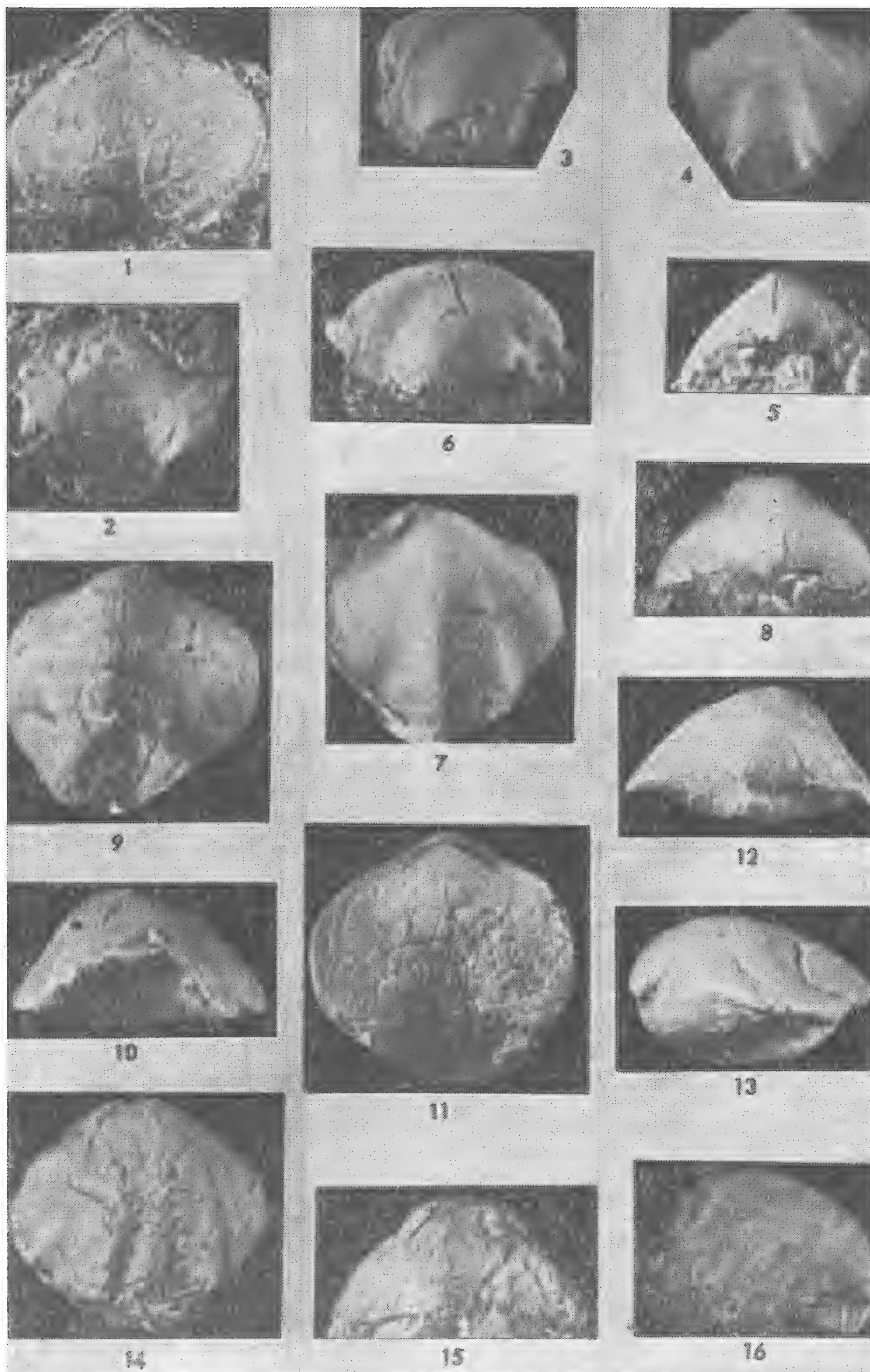
Pacificocoelia, gen. nov.

Типовой вид: Leptocoelia murphyi Johnson, 1970, стр. 165—168, табл. 45, фиг. 13—19; табл. 46, фиг. 1—21.

Таблица II.

***Baturria mexicana* sp. nov. Слои, вероятно, жединского возраста. Окрестности Куидад-Виктория, Тамаулипас, Мексика (Каньон-Перегрина).**

1—9 — *Baturria mexicana* sp. nov.
1, 2 — ядро спинной створки и его слепок. Голотип, Национальный музей США (USNM), № 181155.
3, 4 — ядро брюшной створки и его слепок (3). № 181156.
5 — ядро спинной створки (x3). USNM. № 181157.
6, 7 — отпечаток наружной поверхности брюшной створки и его слепок (x3). USNM. № 181158.
8, 9 — отпечаток наружной поверхности спинной створки и его слепок (8). USNM. № 181159.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

Диагноз. Лептоцелиды имеют хорошо развитый замочный отросток, глубокое мускульное поле спинной створки, ограниченное гребнями. Все экземпляры, кроме самых мелких, характеризуются ровно выпуклой спинной створкой; зубные пластины у них отсутствуют.

Сравнение. Pacificocoelia имеет несколько выпуклую спинную створку, а *Leptocoelia* имеет плоскую спинную створку. Совпадения признаков в известных видах одного и другого рода не наблюдается. *Pacificocoelia* похожа на силурийскую лептоцелиду Мальвинокаффра *Harringtonina* тем, что характеризуется выпуклой спинной створкой, но род *Harringtonina* имеет хорошо развитые зубные пластины. *Harringtonina*, вероятно, является прямой предшественницей *Pacificocoelia*. У *Leptocoelia* мускульное поле спинной створки выражено слабо, а у *Pacificocoelia* оно глубокое.

Распространение. Pacificocoelia — это «*Leptocoelia*» Буко и др. [52] и Джонсона [130], найденная в центральном Техасе, Перихе (Венесуэла), Колумбии, Прекордильера-де-Сан-Хуан (Аргентина), Оклахоме, Неваде, Казахстане, Новом Южном Уэльсе в Австралии и в центральных Аппалачах. Она также известна в северо-восточном Китае [114] и Техасе [371]. Расположенные на больших расстояниях друг от друга местонахождения *Pacificocoelia*, вероятно, содержат виды разного происхождения, хотя и имеющие в конечном счете своим предком *Harringtonina*, как и *Leptocoelina*.

Стратиграфическое распространение. Pacificocoelia известна только в отложениях раннедевонского времени.

Онтогенез. Все лептоцелиды, включая *Eocoelia*, на ранних стадиях развития имеют плоскую спинную створку. Такая особенность сохраняется во взрослом состоянии у *Leptocoelia* sensu strictu и у *Australocoelia*, а также у *Eocoelia* крупных размеров. Это говорит о примитивности *Eocoelia* (и о возможности существования долландоверийского общего предка *Eocoelia* и *Harringtonina)*, а также о неотеническом характере *Leptocoelia* и *Australocoelia*.

Замечания. Виды *Pacificocoelia* можно подразделить на две группы. Первая характеризуется четкими отпечатками мускулов брюшной створки и включает следующие виды: *P. infrequens*, *P. biconvexa*, *P. nunezi* и *P. murphyi* (род *Leptocoelina*, выделенный Джонсоном [130], основан на *L. squatosa*, который очень близок морфологически *P. murphyi*. Можно предполагать, что дальнейшее изучение онтогении *L. squatosa* и *P. murphyi* подтвердит их большое сходство). Во вторую группу входят формы с очень слабо выраженным мускульным полем брюшной створки, такие, как *P. texana* и *P. acutiplicata* (изучение многочисленных экземпляров *P. acutiplicata* показывает, что она морфологически сильно отличается от других пацификоцелид и от видов, относящихся к другим родам лептоцелид). Внутреннее строение пацификоце-

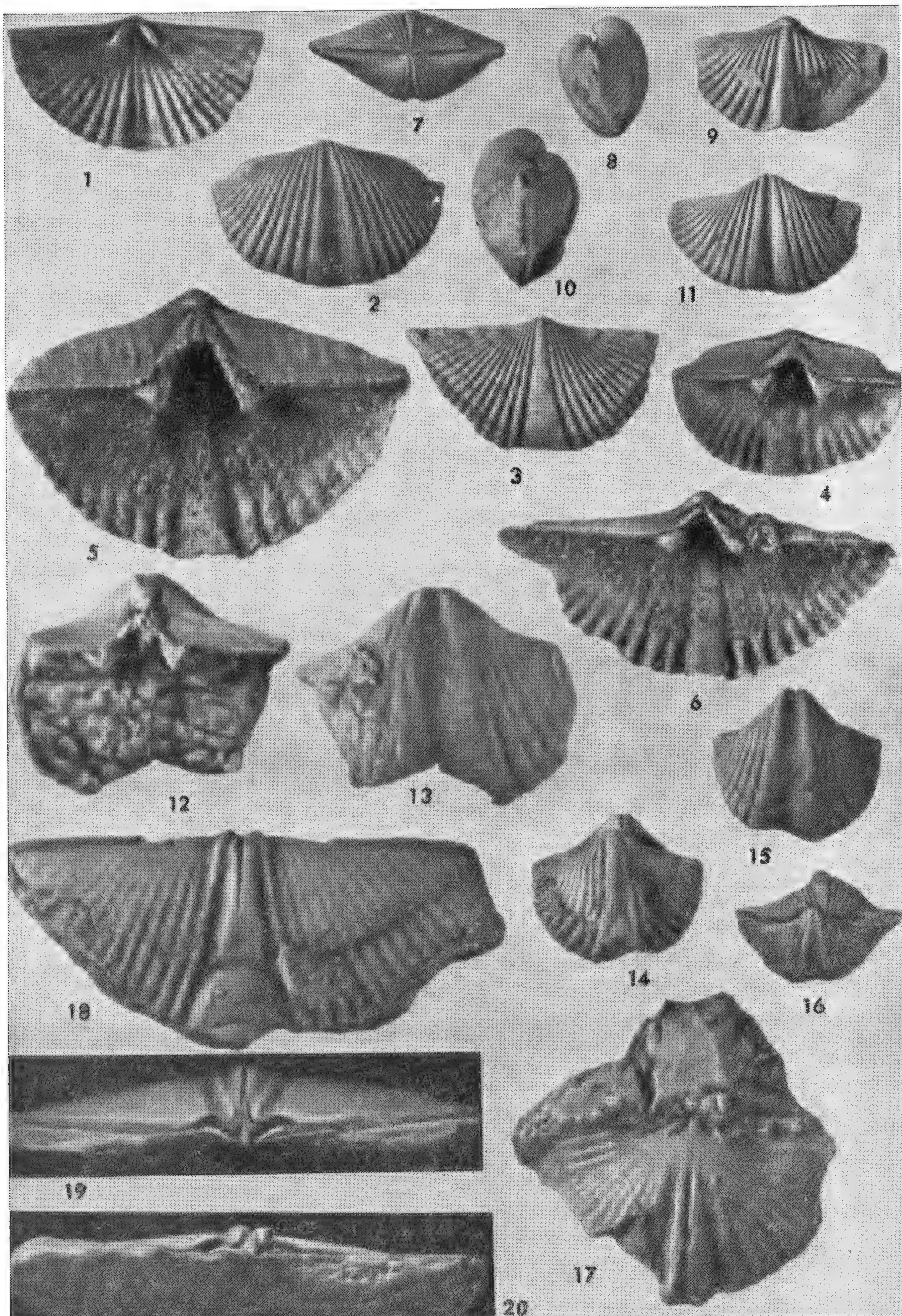
---

Таблица III.

Фиг. 1-16 *Llanoella stephensi* gen. et. sp. nov. Известняки Пиллар-Блафф. Стратотип известняка Пиллар-Блафф, Пиллар-Блафф-Крик в 8 км к юго-западу от Лампасас и южнее линии Лампасас-Каунти в северной части округа Барнет, Техас. Номер участка Барнса TF-273 [11].

1 — внешний вид брюшной створки (x2). Обратите внимание на закругленный в поперечном сечении синус. USNM. № 188543.
2 — внешний вид брюшной створки (x2). Обратите внимание на угловатые края синуса. USNM. № 188548.
3—5 — спинная створка, вид сбоку, сверху и сзади (x2). Обратите внимание на угловатые края седла, след срединной септы и складчатость седла. USNM. № 188544.
6—8 — спинная створка, вид сбоку, сверху и сзади (2x). Обратите внимание на угловатые края седла и бороздку на его вершине. USNM, № 188545.
9—13 — голотип: вид со стороны спинной створки; вид спереди; вид со стороны брюшной створки; вид сзади; вид сбоку. Обратите внимание на след срединной септы на обеих створках и закругленные боковые края седла и синуса. USNM. № 188546.
14—16 — вид сверху, сзади и сбоку спинной створки (x2). Обратите внимание на слабые боковые складки и складки в синусе. USNM. № 188547.

18—0214


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

лид из Нового Южного Уэльса и Оклахомы еще недостаточно изучено, поэтому отнести их с уверенностью к какой-то из этих групп пока нельзя.

Надсемейство Spiriferacea
Семейство Cyrtiidae Fredericks, 1919 (1924)
Подсемейство Eospiriferinae Schuchert and Le Vene, 1929
Род *Hedeina* Boucot, 1963
Подрод *Macropleura* Boucot, 1963

Замечания. Брантон и др. [64] установили, что типовой экземпляр *Anomia crispa* Линнея представляет собой эоспирифериду. Они показали, что *Hedeina* (типовым видом которой является вид Линнея *A. crispa*) — это эоспириферида типа, который Буко вначале относил к роду *Macropleura* (*Delthyris macropleura* как типовой вид). Я принял это изменение в 1967 г. [64]. Пересмотр видов, относимых к *Hedeina* [33], теперь ясно показывает, что все девонские виды (жедин — эйфель) характеризуются крупными размерами по сравнению с силурийскими видами. Я предлагаю восстановить *Macropleura* как подрод *Hedeina*.

Измененное определение (*Macropleura*)*:* эоспириферида хедеинидового типа, по размерам примерно в два раза превышающая *Hedeina* (*Hedeina*). Видовой состав *H.* (*Macropleura*)*:*
Spirifer macropleuroides Clarke, 1907
Delthyris macropleura Conrad, 1840
Spirifer sibiricus Tschernychew, 1893
Eospirifer? bascucanicus Rzhonsnitskaya, 1952
Spirifer perlamellosus var. *densilineata* Chapman, 1908
Spirifer vetulus Eichwald, 1840

Стратиграфическое значение. Так же как и многие другие девонские потомки силурийских предков, *H.* (*Macropleura*) по размерам значительно больше свой силурийской предшественницы *H.* (*Hedeina*). Это имеет значение как с точки зрения стратиграфии, так и с точки зрения эволюции (увели-

---

Таблица IV.

***Cumberlandina*, *Concinnispirifer*, *Duryeella* gen. nov.**

1—6 — *Cumberlandina cumberlandiae* (Hall, 1857). Песчаник Риджли. Железнодорожная выемка, Коллиер-Маунтин, восточнее Камберленда, Мэриленд. USNM, Acc. № 187800.
1 — спинная створка изнутри (натуральная величина). USNM, № 126098.
2 — брюшная створка снаружи (натуральная величина). USNM, № 126098.
3 — спинная створка снаружи (натуральная величина), USNM, № 126098.
4 — брюшная створка изнутри (натуральная величина) USNM, № 126098.
5 — брюшная створка изнутри (х3), USNM, № 126098.
6 — спинная створка изнутри (х3), USNM, № 126098.
7—9, 11 — *Concinnispirifer concinnus* (Hall, 1857). Слои гельдербергского возраста. Участок 524с, восточнее Ковингтона, Виргиния. USNM, № 97859.
7 — вид сзади (натуральная величина).
8 — вид сбоку (натуральная величина).
9 — вид со стороны спинной створки (натуральная величина).
11 — вид со стороны брюшной створки (натуральная величина).
10, 12—17 — *Concinnispirifer concinnus* (Hall, 1857). Сланцы Далхузи (слой 9). Участок 36F Шухерта: Стюартс-Ков, Далхузи, Нью-Брансуик. Acc. № 120092.
10 — вид сбоку (натуральная величина) USNM, № 126101A.
12 — внешний вид брюшной створки со стороны ареи (х2). USNM, № 126101B.
13 — внешний вид брюшной створки (х2). USNM, № 126101A.
14 — внешний вид со стороны спинной створки (натуральная величина). USNM, № 126101A.
15 — внешний вид со стороны брюшной створки (натуральная величина). USNM, № 126101A.
16 — вид сзади (натуральная величина). USNM, № 126101A.
17 — ядро спинной створки (х2). USNM, № 126101B.
18—20 — *Duryeella macra* (Hall, 1857). Известняки Онондага. Гора Марион, Квадрат Катскилл, Нью-Йорк. USNM, № 126061.
18 — ядро спинной створки, общий вид (х2).
19 — ядро спинной створки, вид сзади (х2).
20 — ядро спинной створки, вид сзади (х2).

чение размеров с течением времени является обычным для многих групп организмов).

Семейство Delthyrididae Waagen, 1883

Подсемейство Acrospiriferinae Termier and Termier, 1949

Род *Vandercammenina*, gen. nov.

Типовой вид: Spirifer trigeri de Verneuil, 1850. Classification des terrains paléozoiques du Department de la Sarthe, avec une liste des fossiles dévoniens et carbonifères. Bull. Soc. Géol. Fr., Sér. 2, VII, стр. 781.

Диагноз. Акроспирифериниды, имеющие неразветвленные боковые ребра, разделенные u- и v-образными промежутками, и такие же ребра на седле и в синусе.

Сравнение. Vandercammenina не имеет раздваивающихся сбоку ребер, характерных для *Struveina* и *Multispirifer* (у *Multispirifer* также более сложный кардиналий, чем у *Struveina* и *Vandercammenina*). Отсутствие как круральных пластин, так и передних бороздок на боковых ребрах говорит о том, что *Vandercammenina* не следует относить у Fimbrispiriferinae.

Географическое распространение. Vandercammenina присутствует (всегда в небольших количествах) в Рейнском комплексе сообществ Рейнско-Чешской области царства Старого Света: в Новой Шотландии [48], Центральной Европе [224], Бельгии [252, 13], Турции [253], Франции [135], Испании [82].

Стратиграфическое распространение. Зиген и эмс.

Видовой состав:

Spirifer trigeri de Verneuil, 1850

Spirifer bischofi A. Roemer, 1858, in: Giebel «Silur. Fauna Unterharz», стр. 29, табл. 4, фиг. 3.

Безымянная форма Буко [47]

Spirifer bischofi var. *paucicosta* Scupin, 1900, in: «Die Spiriferen Deutschlands», Paläontol. Abh., N.F., IV, p. 278, plate VII, fig. 4a, b, 5.

Замечания. О связи раннедевонских спириферид, имеющих ребристый синус и седло, со спириферидами среднего и верхнего девона нельзя сказать ничего определенного (исключение составляют *Fimbrispirifer* и *Paraspirifer*).

Род *Struveina*, gen. nov.

Типовой вид: Spirifer daleidensis Steininger, 1853, Geogr. Beschr. Eifel, стр. 71.

Диагноз. Акроспирифериниды, имеющие горизонтально разветвленные ребра и ребристые синус и седло. Ребра разделены u- или v-образными промежутками.

Сравнение. У *Vandercammenina* отсутствуют разветвляющиеся ребра на седле и синусе, тогда как у *Struveina* они есть. *Multispirifer* характеризуется более сложным кардиналием, чем *Struveina*. Род *Fimbrispirifer* имеет круральные пластины, а *Struveina* их не имеет.

Распространение. Struveina сравнительно редко встречается в Рейнском комплексе сообществ Рейнско-Чешской области царства Старого Света. Она встречается в Центральной Европе [224], Бельгии [252], Франции [197], Англии [224], Испании [82] и Казахстане [139].

Стратиграфическое распространение. Зиген, эмс, эйфель.

Видовой состав:

Spirifer daleidensis Steininger, 1853

Spirifer jouberti Oehlert and Davoust, 1879

Spirifer ferronensis Comte, 1938

Spirifer parcefurcatus Spriestersbach, 1915

Eospirifer (Multispirifer) bifurcatus Kaplun, 1961
Eospirifer (Multispirifer) bifurcatus var. *plana* Kaplun, 1961

Замечания. Описанные Каплун [139] формы, отнесенные к *Eospirifer (Multispirifer)*, не имеют мелкой струйчатости, которая характерна для Cyrtiidae (мелкая скульптура, показанная Каплун, оказывается гораздо крупнее, чем у эоспириферид), а кардиналии по форме не похожи на имеющиеся у эоспириферид (круральные пластины слишком короткие и находятся слишком далеко друг от друга. Весьма сомнительно, что образец, представленный Каплун, относится к виду *E.* (*M.*) *bifurcatus*, так как он не имеет синуса).

Подсемейство Hysterolitinae Termier and Termier, 1949

Замечания. Питрат [208] не выделял отдельно подсемейство Hysterolitinae и относил типовой род *Hysterolites* к Acrospiriferinae. Это касается группы таксонов, имеющих сравнительно далекие связи на уровне подсемейства. Новые отличительные особенности, приведенные ниже, позволят создать более точную филогенетическую классификацию.

Диагноз. Солле [233] представил прекрасные иллюстрации кардиналия спинной створки *Hysterolites*, а Вандеркаммен [252] — «*Spirifer*» *solitarius* (типовой вид *Multispirifer* второго рода, относящегося к Hysterolitinae). Их иллюстрации показывают, что кардиналий Hysterolitinae находится на поднятии, лежащем примерно в той же плоскости, что и интерарея, что полностью отличает его от Acrospiriferinae, у которых замочный отросток находится на дне сравнительно открытого нототириума, не имеющего поднятия. Это маленькое, но важное различие видно потому, что на кардиналий у Hysterolitinae частично находит заполнение нототириума (на котором нет никаких отпечатков кардиналия), в то время как в Acrospiriferinae заполнение нототириума сзади «изрезано» замочным отростком и боковыми по отношению к нему структурами (круральными пластинами, если таковые имеются).

Родственные связи. Тонкая скульптура и кардиналий у Hysterolitinae [252] показывают, что эта группа относится к Delthyrididae. Возможно, что это подсемейство в дозигенское время отделилось от одной из многих форм *Howellella*, существовавших в то время, но мы не имели данных, чтобы решить, какой именно вид мог быть наиболее возможным предком. С 1820 г. к *Hysterolites* относили многие виды, но большинство из них имеют кардиналий, из-за которого их следует относить к Acrospiriferinae.

Род *Multispirifer* Kaplun, 1961

Типовой вид: Spirifer solitarius Krantz, 1857, Über ein neues bei Menzenberg aufgeschlossenes Petrefakten-Lager in den devonischen Schichten: Verhandl. Naturhist. Verein Preuss. Rheinl. Westphalen, 3, стр. 150—152, табл. IX, фиг. 1а, б.

Замечания. Каплун [139] основывает род *Multispirifer* на *S. solitarius* Krantz, но при описании этого рода она пользовалась материалом из Казахстана. К сожалению, он (формы относятся к *Struveina*, а не к *Multispirifer*) не родствен на родовом уровне типовому виду *Multispirifer*, хотя Каплун абсолютно права, что в 1961 г. еще не был известен род, к которому можно было бы отнести описанные ею казахстанские формы. Относя их к *Eospirifer* (подрод *Multispirifer*), Каплун [139], возможно, находилась под сильным влиянием Скупина [224], который ошибочно относил «*S*». *solitarius* Krantz к *Eospirifer*. Поэтому *Multispirifer* необходимо заново диагностировать и произвести сравнение.

Диагноз. Гистеролитиниды с раздвоенными впереди ребрами и ребристыми округлым синусом и седлом.

Сравнение. Hysterolites имеют неразветвляющиеся ребра и простые, без ребер, синус и седло.

Стратиграфический диапазон и распространение. Multispirifer — сравнительно редкая форма, точно известная лишь в отложениях зигена в Бельгии и Центральной Европе.

Надсемейство Paraspiriferinae Pitrat, 1965, emended Boucot

Род *Concinnispirifer*, gen. nov.

(Табл. IV, 7—17)

Типовой вид: Spirifer concinna Hall, 1857, 10[th] Ann. Rep. N.Y. St. Cab. Nat. Hist., стр. 60, 61, фиг. 1—3.

Диагноз. Concinnispirifer относится к параспириферинидам с нормальными, обычными для спириферид седлом и синусом.

Сравнение. Paraspirifer имеет вздутую форму раковины, заостренное седло и соответствующий ему синус, что не характерно для *Concinnispirifer*. У *Fimbrispirifer* ребристые седло и синус, тогда как у *Concinnispirifer* они гладкие.

Внешний вид. Неравномерно двояковыпуклые раковины. Брюшная створка — более выпуклая, чем спинная. Форма раковины полукруглая до вытянутой в ширину. Замочный край прямой, максимальная ширина — обычно по замочному краю. Задняя часть бокового края сравнительно прямая, переходящая впереди в ровно закругленную. На спинной створке имеется большое округлое седло угловатого сечения с закругленной вершиной. Седло в 2—3 раза шире первой боковой складки. На каждом боку раковины обычно наблюдается около 10—12 складок. Боковые складки имеют примерно прямоугольное или слегка округлое поперечное сечение и разделены узкими, резкими промежутками. У хорошо сохранившихся экземпляров в середине этих передне-срединных складок обычно отмечаются желобки. Замочная ареа брюшной створки — от несколько апсаклинной до ортоклинной по форме и сравнительно длинная. Макушка брюшной створки обычно загнута. Интерарея спинной створки — апсаклинная и изогнутая. Дельтириальная полость окаймляется узкими дельтидиальными пластинами, наклоненными перпендикулярно к интерарее. Эти пластины могут соединяться своими вершинами, и образуемое при этом покрытие на 2/3 прикрывает дельтириум. Интерарея — гладкая, если не считать линий нарастания, которые параллельны замочному краю. Края дельтириума образуют угол около 60°. Передняя комиссура односкладчатая и зубчатая. Тонкая скульптура состоит из пластин нарастания, пересеченных радиальными струйками, заканчивающимися на краю каждой пластины нарастания рядом мельчайших иголочек.

Внутреннее строение брюшной створки. По краям дельтириума располагаются короткие зубные пластины, поддерживающие короткие заостренные зубцы, находящиеся на срединных краях замочного края. Зубные пластины постепенно атрофируются из-за наличия вторичного материала в полостях макушек и в дельтириуме. Мускульное поле глубоко вдавлено в значительное вторичное утолщение, выстилающее заднюю часть створки. Оно разделено на три части и состоит из узкого, удлиненного срединного аддуктора, по бокам которого видна пара отпечатков эллипсовидных дидукторов. Мускульное поле протягивается вперед меньше, чем до середины длины створки, и составляет обычно около 1/3—1/4 максимальной ее ширины. По периферии внутренность створки волнистая (отпечатки наружной скульптуры), а остальная часть — сравнительно гладкая благодаря вторичному утолщению.

Внутреннее строение спинной створки. Кардиналии состоят из ктенофоридиума, находящегося в задней части нототириума, и раздельных замочных пластин, нижние части которых расположены ниже основания зубных ямок в виде лезвиеобразных выступов. Замочные пластины наклонены к середине, а сзади поддерживаются фулькральными пластинами, образующими дно зубных ямок. Тонкая миофрагма сечет мускульное поле, которое обычно неразличимо.

Видовой состав:

Spirifer concinna Hall, 1857

Безымянная раковина из слоев Слайт, карьер компании «Slite Cement», Готланд (Национальный музей США № 10033; 56-G-33).

Стратиграфический диапазон. Жедин (гельдерберг), субпровинция Аппохимчи, Северная Америка. Поздний венлок на острове Готланд.

Географическое распространение. Восточная часть Северной Америки и остров Готланд.

Подсемейство Mucrospiriferinae Pitrat, 1965 (= Mucrospiriferinae Boucot, 1959)

Замечания. Питрат [208] относил роды *Mucrospirifer*, *Amoenospirifer*, *Brevispirifer*, *Strophopleura* и *Tylothyris* к Mucrospiriferidae (здесь рассматривается как подсемейство). Картер [73] относил к Mucrospiriferinae *Mucrospirifer*, *Brevispirifer*, *Amoenospirifer* и *Apousiella* (= *Bouchardopsis* Maillieux, 1933) и исключал *Eleutherokomma* (из-за наличия мелких зубчиков на замочном краю), *Strophopleura* и *Tylothyris*. Заново пересматривая подсемейство Mucrospiriferinae, мы решили включить в него *Mucrospirifer*, *Eleutherokomma*, *Brevispirifer*, *Mediospirifer*, *Apousiella*, *Duryeella* и *Cumberlandina*, но не включать *Amoenospirifer* из-за отсутствия на его раковинах пластинчатой скульптуры, характерной для мукроспирифериниd (его лучше отнести к Delthyrinae). *Eleutherokomma* так похожа на *Mucrospirifer*, что было бы неразумно исключать ее из Mucrospiriferinae, несмотря на то что она, вероятно, имеет зубчатый замочный край. (Многие таксоны брахиопод с зубчатым замочным краем включены в семейства, состоящие в основном из таксонов с незубчатым замочным краем).

Диагноз. Представители семейства Delthyridae, имеющие близко расположенные друг к другу пластины нарастания. Изредка встречаются радиальная бахрома или иголочки; на хорошо сохранившихся экземплярах они различимы. Вместо пары лентообразных дельтидиальных пластин имеется выпуклый треугольный дельтидиум.

Группы таксонов. Мукроспирифериниd для удобства можно разделить на две группы. К первой группе мы относим таксоны, на округлом седле которых имеется бороздка (и соответствующая ей складка в синусе), ко второй — не имеющие такой бороздки. К первой группе относятся *Mucrospirifer*, *Eleutherokomma*, *Brevispirifer* и *Apousiella*. Самая ранняя такая мукроспириферинида, известная мне, — это «*Spirifer*» *macra* pars Boucot, 1959, non Hall, 1857, из отложений эмса. Наиболее целесообразно отнести ее к *Mucrospirifer*.

Род. *Duryeella*, gen. nov.
(Табл. IV, 18—20)

Типовой вид: *Spirifer macra* Hall, 1857. 10th Rep. N. Y. St. Cab. Nat. Hist., p. 134.

Spirifer macra Hall, 1857, in: Hall, 1867, Paleontol. N. Y. IV(1), стр. 190, 191, табл. 27, фиг. 17—28.

Диагноз. Мукроспирифериниды имеют слегка выпуклую спинную створку и в два раза более выпуклую брюшную створку. Интеравея брюшной створки почти пирамидальная и круто апсаклинная. Округлое седло выпуклое и не

имеет срединной бороздки. Кардиналий спинной створки состоит из простого ктенофоридиума. Мускульное поле спинной створки слабо вдавленное и разделено посредине низкой миофрагмой. Этот род назван в честь г-жи Дюри, вложившей немало сил в изучение палинологии раннего палеозоя.

Сравнение. Duryeella отличается от мукроспирифеĸинид, имеющих срединную бороздку на седле спинной створки. *Duryeella* очень похожа на *Mediospirifer*, и фактически ее можно было бы считать предком этого рода, но это было бы неправильно, так как она лишена раздвоенного булавовидного ктенофоридиума, равно как и четких отпечатков задней и передней пары замыкающих мускулов в спинной створке. *Cumberlandina* имеет почти ортоклинную интерарею на брюшной створке, а у *Duryeella* она круто апсаклинная. Створки у *Cumberlandina* почти равновыпуклые, а у *Duryeella* они очень неравномерно двояковыпуклые.

Стратиграфическое и географическое распространение. Duryeella известна только в слоях Шохари (эмс) и Онондага (эйфель) в Восточно-Американском царстве (в основном штат Нью-Йорк). К этому роду, вероятно, относится и несколько экземпляров из Бразилии (произошедших от фаун области бассейна Амазонки Восточно-Американского царства).

Описание. Прекрасное описание дал Холл (1867 г.).

Род *Cumberlandina*, gen. nov.
(Табл. IV, 1—6)

Типовой вид. Spirifer cumberlandiae Hall 1857, 10th Rep. N. Y. St. Cab. Nat. Hist., стр. 63.
Spirifer cumberlandiae Hall 1857, in: Hall, 1859, Paleontol. N. Y., III (1), стр. 421, 422, табл. 96, фиг. 9a—h.

Диагноз. Мукроспириферида с почти равномерно выпуклыми створками, седло которой не имеет бороздки (а синус — складки). Интерарея брюшной створки характеризуется ортоклинной формой.

Сравнение. См. сравнение *Duryeella.*

Стратиграфическое и географическое распространение. Cumberlandina найдена только в орисканских слоях зигена в штате Мэриленд (часть Восточно-Американского царства).

Описание. Полное описание приведено в работе Халла (1859).
Халл (1857 г.) отмечал сходство *Cumberlandina* с *Mucrospirifer* («*S.*» *cumberlandiae* с «*S.*» *mucronata).* Однако концентрические пластины нарастания у *Cubmerlandina* не выражены так четко, как у относящихся к другим родам мукроспириферин, но эту особенность можно просто истолковать как переходное свойство, связывающее Mucrospiriferinae с более древними членами Delthyrinae, от которых они, вероятно, произошли.

Надсемейство Stringocephalacea King, 1850
Семейство Centronellidae Hall and Clarke, 1895, emended Cloud, 1942.

Замечания. Клауд [77] включал в семейство теребратулоидей Centronellidae подсемейства Rensselaeriinae, Eurythyrinae, Centronellinae и Amphigeniinae. Одновременно он установил новое семейство Rhipidothyridae, в которое включил подсемейства Globithyrinae и Rhipidothyrinae. В подсемейство Globithyrinae он включил роды *Prorensselaeria*, *Globithyris* и *Rhenorensselaeria.* Он показал что ранний онтогенез *Globithyris* включал форму, морфологически во всех отношениях очень близкую к взрослым особям *Prorensselaeria.* Новый материал по *Prorensselaeria*, полученный Буко и Джонсоном [42], а также пересмотр ранее изученных экземпляров показывает, что *Prorensselaeria* является также морфологически промежуточной между *Nanothyris* и *Rensselaeria.* Стратиграфическое положение *Prorensselaeria*

соответствует этому выводу, а также тому, что морфологически сходный предок деривата *Nanothyris* дал начало *Rensselaeria*. Эти новые данные подтверждают вывод Клауда, что *Prorensselaeria* — самый древний и, возможно, предковый род Rhipidothyridae, — ведет свое начало от Centronellidae.

Клауд также включал род *Rhenorensselaeria* в выделенное им подсемейство Globithyrinae. Rhenorensselaeria, однако, имеет глубокое мускульное поле на брюшной створке [77, 51] (в отличие от всех других рипидотирид и центронеллид), весьма похожее на мускульное поле у *Lievinella* (новый род). Мы предлагаем здесь считать *Rhenorensselaeria* типовым родом нового семейства Rhenorensselaeridae, включающего также *Lievinella*. Rhenorensselaeridae, возможно, имело общих с Centronellidae предков, от которых появились и Rhipidothyridae, но тут еще нет полной ясности. *Lievinella* обладает круральными пластинами, что характерно как для Rhipidothyridae, так и для Centronellidae, но возможно также, что это полифилетическая особенность. Однако в данный момент логично предположить, что Rhenorensselaeridae и Centronellidae имели общего додевонского предка (рис. 21).

Семейство Rhenorensselaeridae, fam. nov.

Это новое семейство включает простейших теребратулоидей, имеющих круральные пластины на спинной створке или срединную септу, образованную из соединенных круральных пластин, а также глубокое мускульное поле брюшной створки. В это семейство включены также *Lievinella* и *Rhenorensselaeria*.

Род *Lievinella*, gen. nov.

Типовой вид: *Rensselaerina primaeva* Barrois, Prouvost, Dubois, 1920.

Диагноз. Брахиоподы реноренсселериды с хорошо развитыми короткими круральными пластинами на спинной створке и глубокими отпечатками мускулов на брюшной створке. Узкие желобки имеются у большинства экземпляров на обеих створках, но это может быть лишь видовой признак.

Сравнение. *Lievinella* отличается от другого рода в этом семействе тем, что не имеет срединной септы в спинной створке. Неизвестно, имеет ли *Lievinella* маленькие бугорки на каждой половине замочной пластины, которые имеются у *Rhenorensselaeria*. *Lievinella* отличается от всех таксонов Centronellidae и Rhipidothyridae тем, что обладает глубоким мускульным полем в брюшной створке.

Описание. Типовой вид хорошо описан Барроуа и др. [12]. Экземпляр, фотографию которого они привели, выбран нами как голотип вида *L. primaeva*.

Замечания. Мы считаем, что *Lievinella* является предшественницей *Rhenorensselaeria*, подобно тому как *Prorensselaeria* является предшественницей *Globithyris*. Глубокое мускульное поле в брюшной створке у обоих родов Rhenorensselaeridae дает основание говорить, что они эволюционировали независимо от родов Centronellidae и Rhipidothyridae. Мы пришли к выводу, что срединная септа в спинной створке *Rhenorensselaeria* представляет собой особенность, появившуюся параллельно этой особенности у *Globithyris*. Оба эти рода, очевидно, имели предков, у которых были раздельные круральные пластины (в процессе индивидуального развития у *Globithyris* эти пластины постепенно превратились в септу. Мы полагаем, что предок *Rhenorensselaeria* не имел срединной септы, и что касается образования срединной септы, то онтогения *Rhenorensselaeria* аналогична онтогении *Globithyris)*

Подсемейство Centronellinae Waagen, 1882

Род *Centronella* Billings, 1859

«*Centronella*» *arcei* (Ulrich, 1892)

Ульрих [360] дал описание вида(?) *Centronella arcei*, обитавшего в девонское время в Боливии. Клауд [77] впоследствии исключил (?) *C. arcei* из группы теребратулоидных на основании того, что они, по описанию Ульриха, имеют ручной аппарат, свернутый спиралью. Однако Ульрих [360] писал: «Ни в шлифах, ни на отдельных образцах мне не удалось обнаружить признаков спиралей».

Изучение раковин из Боливии показывает, что (?) *C. arcei* действительно представляет собой центронеллиду. Подобный материал был найден в девонских отложениях Сьерра-де-ла-Вентана [Кастелларо, 1966 г.], где он был определен как *Cryptonella* sp. (у меня подготовлена обширная коллекция, полностью подтверждающая это). Браниса [59] представляет нам nomina nudum *Proboscidina abastoflorum* на основании материала, который (хотя он еще не описан) очень похож (если не абсолютно идентичен) на (?) *C. arcei*. Исааксон в настоящее время занимается изучением богатого, хорошо сохранившегося материала по этому таксону. Однако нет сомнения, что (?) *C. arcei*— это центронеллида Мальвинокаффрского царства, во многом похожая на *Centronella*.

Приложение II

Замечания, подтверждающие данные о стратиграфическом распространении и таксономических связях, представленных на рис. 27

Для того чтобы облегчить дискуссию о скоростях появления и исчезновения родов, а также об общем числе таксонов в единицу времени, я подготовил рис. 27, на котором показано известное время существования организмов, о которых мы говорили в нашей работе, а также некоторые филогенетические связи между родами. Часть этой информации рассматривается впервые. Поэтому необходимо обосновать некоторые положения. Данные и обсуждение их будут приведены здесь по надсемействам, как это сделано в «Руководстве по палеонтологии беспозвоночных» (том H).

Надсемейство Dalmanellacea

Дискуссия разгорелась по вопросу орфографии термина *Dicaelosia*. Ученые, изучающие далманеллид, предпочитают писать *Dicoelosia*. Однако Клауд [78], еще раз подробно рассмотревший этот вопрос, настаивает на написании *Dicaelosia*.

Надсемейство Chonetacea

Ранее слабо изученный род *Australostrophia*, встречающийся лишь в девонских отложениях Мальвинокаффрского царства, с уверенностью относят теперь к Chonostrohiidae [282].

Надсемейство Atrypacea

Раннелландоверийский вид *Plectatrypa henningsmoeni* [43] является предком раннедевонского рода *Karpinskia*. Этот вывод сделан на основе того, что оба таксона имеют простые кардиналии и что сравнительно длинные зубные пластины у *Karpinskia* похожи на аналогичные структуры у *Plectatrypa henningsmoeni*, у которых [42, 43] они, очевидно, представляют собой гребни, ограничивающие удлиненное в продольном направлении мускульное поле (во многом очень похожие на имеющиеся у *Carinatina*). Возникает вопрос: можно ли считать, что длинные зубные пластины у *Karpinskia*, давшие начало подобным стуктурам у *Carinatina*, сами развились из подобных структур, характерных для *P. henningsmoeni*. Этот вопрос не прояснится окончательно до тех пор, пока не будут детально изучены структуры раковин этих трех таксонов.

Надсемейство Spiriferacea

1. Мы считаем синонимами рассматриваемые Питра [208] подсемейства Paraspiriferinae и Fimbrispiriferinae. То, что Питра [208] относит к Paraspi-

riferinae *Euryspirifer* [явно относящийся к Acrospiriferinae, так как он не имеет круральных пластин (характерных для пересмотренных Paraspiriferinae) и спереди раздвоенных или желобчатых радиальных складок (также характерных для Paraspiriferinae)], не согласуется с морфологией *Euryspirifer*.

Все роды, относимые нами к пересмотренным Paraspiriferinae (филогенетические связи изображены на рис. 27), имеют характерную тонкую скульптуру из концентрических пластин нарастания с иглами, короткие дельтиридного типа круральные пластины в спинной створке, уплощенные боковые ребра с желобками спереди (*Paraspirifer*, *Concinnispirifer*, *Fimbrispirifer divaricatus*) либо раздвоенные спереди ребра (образовавшиеся из передних желобков, как у *F. venustus*). Таксоны пересмотренного семейства Paraspiriferinae не следует путать с ранне- и среднедевонскими спириферидами царства Старого Света (за исключением вида *Paraspirifer* в Европе), у которых нет ни круральных пластин в спинной створке, ни уплощенных ребер с желобками или с раздвоением спереди (*Vandercammenina*, *Multispirifer*, *Struveina*), которые относятся к Acrospiriferinae и Hysterolitinae.

2. Амбоцелидный род *Pustulatia* (sic. *Vitulina*, sic. *Pustulina*) был обнаружен в слоях эйфеля на северо-западе Африки [254], но на образцах отсутствовала пустулозная скульптура, характерная для *Pustulatia*, и поэтому они были отнесены к *Plicoplasia*. *Pustulatia* была также найдена в девонских отложениях Мальвинокаффрского царства, но во всех случаях она была отнесена к *Plicoplasia*.

3. Вопрос об Ambocoelidae. Теперь мы имеем морфологические данные для уточнения связей Ambocoelidae. Ее самые первые представители встречаются в слоях нижнего венлока (зона *M. riccartonensis*) формации Кейп-Филлипс на острове Бейлли-Гамильтон. Это — раковины, по форме напоминающие ховеллел, с несколькими широкими боковыми складками (ребрами), разделенными широкими промежутками. Внутри раковины в брюшной створке имеются следы зубов, но зубные пластины перед ними отсутствуют. Замочные пластины в спинной створке имеют дельтиридную форму и сопровождаются срединным замочным отростком в форме бугорка. Учитывая подобную морфологию, логично предположить, что довенлокские предки Ambocoelidae и Delthyridae имели морфологию, очень близкую к морфологии позднелландоверийской *Howelleella*. Чтобы получить переходную форму, надо только убрать зубные пластины и добавить простой замочный отросток. Поэтому семейство Ambocoelidae мы относим здесь к Spiriferacea.

Примечания

[1] Колебания количества пищевых запасов на земном шаре, по мнению Валентайна [249], несомненно, влияют на скорость эволюции. Увеличение пищевых запасов способствует снижению скорости, а уменьшение — ее возрастанию. В периоды провинциализма изменения пищевых ресурсов, влияющие на одну биогеографическую единицу больше, чем на другую, соответственно влияют на скорость эволюции в этой единице. Измерить изменения количества пищевых ресурсов чрезвычайно трудно. Одним из способов является сравнение максимального количества таксонов в одном сообществе на небольшой площади, характеризующейся одинаковыми условиями обитания. Например, заметное различие в численности таксонов в определенном сообществе с большим таксономическим разнообразием (той же группы сообществ) за какой-то промежуток времени может быть приписано изменению количества пищевых ресурсов. Совершенно естественно, что слишком быстрые изменения пищевых запасов могут оказаться катастрофическими.

[2] Шиферные сланцы Хунсрюк нижнедевонских отложений ФРГ содержат наиболее полно описанную и до настоящего времени лучше всего изученную фауну, относящуюся к бентосному комплексу 6 (краткое описание и обзор литературы см. у Кучера [314]). Дополнительные данные о глубине, определяемой по фауне, найденной в сланцах Хунсрюк, представили Штёрмер и Бергстрём [351], которые обобщили мнения специалистов прошлого и настоящего.

[3] Имеются многочисленные примеры как по ископаемым остаткам, так и по современному материалу, которые показывают, что градиенты среды обитания параллельны морфологическим градиентам: например, хорошо известен градиент размеры раковин — соленость воды в постплейстоценовых отложениях Балтики [347] и Лейк-Шамплейн — Сент-Лоуренс [302]. Имеются более ограниченные доказательства, что такие фенотипические градиенты сопровождаются генотипическими градиентами. Поэтому вполне возможно, что явление географического видообразования есть просто результат взаимодействия во времени градиента среды обитания и генотипического градиента для всех возможных переменных; причем естественный отбор, по существу, ослабляется. Предположение о «параллельности» морфологических градиентов и градиентов среды обитания открывает широкие перспективы для дополнительных исследований, которые являются для палеоэколога мощным орудием при разгадывании новых загадок, касающихся сред обитания организмов в прошлом, с помощью реальных данных, а не простых спекуляций, основанных только на современном материале.

[4] Рубель [216] предпринял наиболее остроумную попытку решить проблему определения сообществ с помощью рекуррентных ассоциаций таксонов при изучении керна силурийских пород из скважин, пробуренных в Эстонии. Полученные им результаты полностью согласуются с результатами изучения обнажений силура в других местах, произведенного им и его коллегами.

[5] Мы не должны также испытывать сомнений при определении сообществ на основе того, что фактически оказывается лишь небольшой частью первичной биоты. Сколько же сообществ, определенных на основе ныне живущих организмов, представляют целую биоту?

[6] Футуяма [302] указывал, что одновременно эволюционирующие зависимые или взаимозависимые организмы должны присутствовать в количествах, изменяющихся совместно («численность одного вида должна довольно точно определять численность каждого из нескольких других видов»). Предположения Футуямы можно проверить на ископаемых организмах при условии достаточного числа образцов из достаточно большого географического района (чтобы свести к минимуму возможность случайных ассоциаций).

[7] Возможно, что предложенная Коэном [291] методика поможет получить статистически значимые выводы о взаимной зависимости таксонов, обнаруженных в коллекциях ископаемых (если это так, то имеющиеся у нас в настоящее время данные должны получить количественную оценку), хотя сопутствующие физические характеристики условий обитания не были всегда идентичными (самая невероятная ситуация на земном шаре).

[8] Термины «малоподвижные воды» и «подвижные воды» используются в нашей книге по отношению к условиям среды, в которых действие течений является достаточным или недостаточным, чтобы расчленить створки раковин двустворчатых моллюсков и брахиопод, рассортировать раковины любого вида в нормально распределенных популяциях, отсутствие искажения в распределении которых подтверждается обилием мелких особей, характерных для некоторых организмов с планктонными личиночными стадиями и высокой смертностью молоди. Эти термины обозначают также наличие или отсутствие таких ситуаций в тонкозернистых или грубозернистых осадках. Когда все факторы предполагают небольшую турбулентность или перенос раковин (даже если мы фактически не видим раковин в прижизненном положении), то подразумеваются условия малоподвижных вод, и наоборот. Термин «подвижные воды» используется для условий, способных расчленить створки двустворчатых беспозвоночных и отсортировать их. Возможно, что некоторые биологические факторы (зарывающиеся организмы, хищники, илоеды, трупоеды) способны расчленить раковины, выросшие в условиях малоподвижных вод, но установить такую ситуацию помогут ассоциирующиеся физические и биологические свидетельства (петрография слоев, текстуры осадочных пород, доказательства активности зарывающихся форм, активности хищников и т. д.).

Термины «подвижные» и «малоподвижные воды» являются здесь относительными в том смысле, что разные таксоны близкородственных или совсем не родственных двустворчатых имеют весьма разную быстроту расчленения (различного размера раковины одного и того же вида также могут иметь разную быстроту расчленения). Однако соответствующие типы осадков и осадочных структур действительно показывают, что те условия, которые именуются здесь «подвижными водами», не сильно перекрывают условия, которые названы «малоподвижными водами». Быстрое захоронение, очевидно, предотвращает расчленение в условиях подвижных вод. Опыт с брахиоподами силура и девона позволяет предполагать, что произведенное здесь разделение сообществ на категории, жившие в подвижных или малоподвижных водах, возможно только в пределах бентосного комплекса 3 и в более удаленных от берега положениях, которые интерпретируются как находящиеся ниже сублиторали, но вся сложность возникает тогда, когда дело касается зоны литорали (комплексы 1 и 2).

Например, большинство местонахождений *Atrypella* (малоразнообразное сообщество *Atrypella* малоподвижных вод) встречается в виде больших скоплений целых раковин, как правило, в тонкозернистой вмещающей породе. Местами найдены скопления *Atrypella* с расчлененными створками, смешанными с расчлененными створками раковин, относящихся к другим родам. Считается, что эти раковины подверглись действию подвижных вод после гибели. Однако *Kirkidium* (малоразнообразное сообщество *Kirkidium* подвижных вод) фактически никогда не встречаются в виде целых раковин и обычно присутствуют в песчаном осадке. Считается, что такие раковины обитали в подвижных водах и после смерти захоронялись в этих же условиях. Редко встречающиеся целые экземпляры *Kirkidium* — это почти всегда мелкие и очень мелкие особи, сохранность которых можно объяснить их существованием и гибелью среди крупных раковин («одеяло» из крупных раковин, располагавшихся над ними, защищало их от разрушающих течений).

Льюис [317] на скалистых побережьях выявил тесную корреляцию таксонов зоны литорали и подвижных вод и отсутствие их корреляции с таксонами малоподвижных вод. Выводы Льюиса касаются скалистых литоралей прошлого, и, вероятно, вполне логично было бы распространить их на другие субстраты. Выводы Льюиса хорошо согласуются с данными по современным сообществам коралловых рифов литорали и сублиторали, что говорит о необходимости изучать рифовые фации прошлого с учетом этих выводов.

Прекрасный пример того, что может дать увязка петрографического характера осадочных пород с условиями обитания, дает анализ, произведенный Андерсоном и Макуратом [274], который показывает, что сообщество гипидулинид обитало в условиях подвижных вод и высоких энергий.

[9] Примеры см. у Кона [313] и Вармке и Альмодовара [368].

[10] Бренчли и Пикерилл [287] и Пикерилл (письменное сообщение 1973 г.) указывают, что бентосные сообщества нижнего карадока в Уэльсе и в Уэльском бордерленде имеют такое распространение, которое помимо всего прочего свидетельствует о наличии строгой зависимости от типа субстрата. Этот вывод хорошо согласуется с данными, относящимися к фаунам подвижных и малоподвижных вод, рассматриваемым здесь, а также к ископаемым фаунам разного возраста и современному бентосу.

[11] Результаты изучения Пейном [335, 203] зависимости между численностью хищников и травоядных в условиях морского мелководья помогут объяснить различия в таксономическом разнообразии между бентосным комплексом 2, с одной стороны, и бентосными комплексами 3—5 — с другой. Возможно, в зонах литорали в прошлом обитало меньше хищников, что способствовало меньшей численности травоядных, чем в районах сублиторали с большой численностью хищников.

Выводы о причинах более высокого таксономического разнообразия в зоне сублиторали осложняются, по крайней мере частично, с присутствием большого разнообразия хищников, уничтожающих определенные жертвы, что, сдерживая увеличение размеров популяций отдельных таксонов жертв, способствует сохранению разнообразия этих таксонов. Проблема заключается в том, что плотоядные отличаются «разборчивостью» в отно-

шении своих жертв и что сами хищники обладают способностью «переключаться» с одного вида жертв на другой по мере уменьшения численности таксонов, которые они предпочитали раньше [329].

[12] Объяснить эту аномалию поможет приведенное ниже обсуждение (см. раздел «Глубокое море») исключительно низких плотностей популяций, характерных для глубоководного бентоса, чему соответствует почти полное отсутствие двустворчатых моллюсков в кайнозойских глубоководных образцах, и вероятности более высокого положения уровня карбонатной компенсации.

[13] Существует ряд простых статистических методов для расчленения больших списков фаун (лишь немногие из них включают также данные о численности) на категории рекуррентных таксонов, которые можно рассматривать как сообщества (некоторые из них рассмотрены в работе Валентайна [361]), но пока мы имеем дело не более чем с несколькими сотнями сходных фаун; описанный здесь простой графический метод вполне удовлетворяет нас, особенно потому, что он учитывает мнения палеонтологов, складывающиеся у них при подготовке и обработке собранного материала (при обработке небольшого числа образцов разрешающая способность человеческого разума достаточна для довольно точного их разделения, а в случае большого числа образцов проблема заключается в том, чтобы пренебречь параметрами наименьшей важности).

[14] Вывод Камминса [293] о том, что нижней границей бентосного комплекса 5 является глубина 135 м, основанный на интерпретации Циглера [270] данных о животных сообществах, найденных среди лавовых потоков, совпадает с моими собственными наблюдениями. Заключение Камминса о положении нижней границы бентосного комплекса 2 на глубине 45 м, сделан методом экстраполяции без учета данных Циглера, так как слои над лавовым потоком в местонахождении Тортворт имеют возраст C_6, а слои под потоком — возраст C_5. Однако возраст сообществ непосредственно под и над потоком еще недостаточно подтвержден опубликованными данными; кроме того, в тех случаях, когда мы имеем дело с такой вертикальной шкалой, временной интервал которой составляет много тысяч лет и даже более, следует иметь в виду возможность как эвстатического поднятия уровня моря, так и вертикальных движений дна.

Выводы Камминса [293] о распространении бентосного комплекса 1 на глубине 15 м, а всех остальных комплексов (2—5) — до глубины 30 м, хотя они и соответствуют весьма ограниченным данным Циглера [270], едва ли могут рассматриваться как показательные.

Интерпретация Камминсом данных о животных сообществах, погребенных в осадках, перемежающихся с лавовыми потоками, для нижней границы световой зоны, нижней границы активного роста рифов и границы средней зоны отлива дает результаты того же порядка, что и полученные независимо при изучении таксономического разнообразия и величины раковин в бентосном комплексе 2.

[15] Ископаемая фауна из ашгиллского яруса (относящаяся, по данным Шихана [228], к бентосному комплексу 6) на юге Швеции характеризуется небольшими размерами раковин («отличительной особенностью брахиопод является маленький размер раковин»), что еще раз подчеркивает эту общую зависимость.

Необходимо отметить, что Эллес [300] относил ордовикские и силурийские «большие по размеру брахиоподы» к бентосному комплексу 2.

[16] На возможную взаимосвязь пищевых ресурсов и размеров раковин указывали также Вермей и Портер [366], которые установили, что в двух местонахождениях на литорали, характеризующихся небольшими пищевыми запасами, раковины моллюсков были гораздо мельче, чем в местах с бо́льшими пищевыми ресурсами. Вывод о приуроченности более крупных раковин к литоральной зоне, а более мелких — к сублиторальной (для силура — девона), можно рассматривать лишь как обобщение, а не как закон.

[17] За верхнюю границу бентосного комплекса 1 принимается средний уровень прилива (рис. 15), а за нижнюю границу бентосного комплекса 2 — средний уровень отлива (рис. 15).

[18] Сведения Рексрода о силурийских конодонтах поступили слишком поздно и не могли быть включены в табл. 2. Его данные (письменное сообщение, 1974), которые я нормализовал, приняв венлок за единицу, таковы: пржидол — 0,4, лудлов — 1,3, венлок — 1,0, лландовери — 1,7. Обратите внимание, насколько хорошо данные Рексрода согласуются с данными других специалистов. В связи с этим трудно удержаться от вывода, что общее согласие, достигнутое палеонтологами, отражает «среднюю» скорость эволюции, влиявшую на все группы животных примерно одинаково.

[19] Айала и др. [277] указывают, что высокоспециализированные двустворчатые моллюски (*Tridacna maximus*), обитавшие на рифах, могли легко исчезнуть в противоположность придонным двустворчатым моллюскам, все еще имеющим очень высокую степень генетической изменчивости. Эксперимент Айалы и др. заставляет усомниться в правильности выводов Бретски и Лоренца [63] о том, что генетическая изменчивость коррелируется с различными адаптивными и эволюционными путями, по которым следуют организмы, хотя число мелководных морских организмов, генетические особенности которых изучены на сегодняшний день, лишь несколько меньше, чем то, на основе которого можно получить надежные выводы. Однако Джонс [310], изучив некоторые наземные европейские виды улиток, приходит к выводу, что «экологический и генетический отбор может оказаться важным фактором, контролирующим генетическую структуру популяций улиток»;

это дает основание предполагать, что имеющиеся в нашем распоряжении весьма ограниченные данные о генетической структуре морских моллюсков отнюдь не достаточны, чтобы прийти к заключениям, подобным тем, о которых здесь упомянуто.

[20] Наблюдения Вермея [364], показавшие, что «обитающие в зоне литорали неритиды и блюдечки, способные жить на самых разных субстратах, относятся к видам, имеющим ограниченное географическое распространение», прямо противоречат предположению Бретски и Лоренца [63], что таксоны, приспособившиеся к широкому диапазону условий среды, имеют более обширные географические границы, чем более специализированные формы.

Дейтон и Хесслер [295], пользуясь теми же данными по глубоководным морям, которыми располагал Сандерс [217] при разработке гипотезы «стабильность во времени», отвергают эту гипотезу и высказывают предположение, что продолжительное нарушение биологического равновесия, вызываемое хищниками («поедателями» живших организмов и падали) в условиях очень низкой плотности популяции, действует в направлении повышения ее плотности, способствуя развитию разнообразных организмов, использующих те же пищевые ресурсы. Дейтон и Хесслер указывают, что такого разнообразия ниш, о котором говорил Сандерс, вероятно, не существует и, следовательно, этот фактор нельзя использовать для объяснения наблюдаемых колебаний разнообразия.

[21] Вермей [365] убедительно доказывает, что моллюски литоральной зоны характеризуются гораздо более высокой степенью эндемизма по сравнению с моллюсками сублиторали, что прямо противоречит выводам Бретски и Лоренца [63].

[22] В недавно опубликованной работе Тейер [359], несмотря на то что он использовал гораздо меньше данных, чем потребовалось для составления рис. 36, также утверждает, что не существует определенной тенденции изменения средней продолжительности жизни таксонов с удалением от побережья (из рис. 36 видно, что процент космополитных таксонов-долгожителей почти равен проценту эндемиков с небольшой продолжительностью жизни). Таким образом, трактовка Тейера противоречит выводам Бретски и Лоренца [63].

[23] Пянка [336] обобщил большинство аспектов вопроса таксономического разнообразия (за исключением высказанных Валентайном соображений по поводу устойчивости пищевых ресурсов как о регуляторе разнообразия). Но он указывает, что мы еще далеки от того, чтобы дать ответы на все вопросы. Общий вопрос таксономического разнообразия — это, несомненно, взаимодействие факторов, которые по степени важности варьируют от места к месту и от одного интервала времени к другому (как в масштабе длительных периодов времени, так и коротких; причем во втором случае важное значение приобретает органическая эволюция). Весьма сомнительно, чтобы можно было найти один простой однозначный ответ на множество сложных вопросов таксономического разнообразия.

[24] На основе обобщения данных о числе морских, пресноводных и наземных моллюсков Босс [280] установил, что число морских моллюсков намного превышает число пресноводных моллюсков (обратите особое внимание на относительные количества видов двустворчатых моллюсков и гастропод в этих двух средах!); это подтверждает вывод, что пресноводных видов гораздо меньше, чем морских (эстуариевые и солоноватоводные формы относятся, очевидно, к промежуточным). Вывод Босса [280] о необычно высоком числе сухопутных гастропод может показаться неправдоподобным, пока мы не рассмотрим множество действующих на суше механизмов, а также потенциальных факторов, следствием которых является малый размер раковин.

[25] Гехт и Аган [305] отмечают аналогичную зависимость у миоценовых — современных мелководных двустворчатых моллюсков восточного побережья Северной Америки: разнообразие на юге больше, чем на севере; двустворчатые моллюски в южной части содержат большее число новых таксонов, чем в северной. Вполне возможно также, что северные таксоны (по данным Гехта и Агана) относятся к группам, распространенным в гораздо более обширном регионе, чем южные, что дает возможность связать малую величину популяций последних с быстротой эвалюции.

[26] Маме [324] указывал, что фораминиферы нижнего карбона по распределению, таксономическому разнообразию и степени эндемизма можно разделить на три группы, распространенные в зонах, вытянутых в широтном направлении. 1) Царство Тетиса с богатой очень разнообразной фауной и большим числом эндемиков, 2) Таймырско-Аляскинское царство с бедной малоразнообразной фауной и небольшим числом эндемиков, 3) Кузнецко-Северо-Американское царство — промежуточное между двумя первыми как по географическому положению, так и по характеру фауны. Эта картина удивительно похожа на картину, отражающую ситуацию в мезозое и кайнозое [238]. В отношении зависимости скорости эволюции и величины популяций здесь можно сделать одинаковые выводы.

[27] Если бы мы могли распространить вывод Вермея [365] о том, что моллюски, обитающие в литоральной зоне, особенно в ее верхней части, обладают гораздо более высокой степенью эндемизма, чем живущие в сублиторали, на данные об ископаемых, то можно было бы сделать вывод о более быстрой эволюции на меньшей площади литоральной зоны, чем на гораздо большей площади сублиторали. Обобщенные современные палеонтологические данные пока еще не дают нам возможности проверить это предположение. Во всяком случае, вывод Вермея соответствует нашим выводам.

[28] Эта ситуация позволяет предположить, что длительно существующие генетические источники морских беспозвоночных большей частью локализуются в малоразнообразных

условиях ровного дна, а не в гораздо более разнообразных условиях рифов. Если этот вывод правильный, то по аналогии его можно распространить на влажные леса. Следует иметь в виду, что влажные леса с их большим таксономическим разнообразием не обязательно являлись первым генетическим источником, откуда появилось большинство таксонов растений и животных умеренного пояса.

[29] Большое разнообразие мелководной тропической морской фауны прежде всего связано с рифовыми обстановками. Таким образом, резкий контраст в общем разнообразии полярного и тропического мелководного бентоса объясняется прежде всего наличием или отсутствием рифовых фаций. Холодные полярные поверхностные воды с недостатком содержания карбоната кальция контрастируют с теплыми водами тропиков, насыщенными карбонатом кальция. Таким образом, разницу в таксономическом разнообразии в основном можно отнести за счет невозможности построения и сохранения в течение тысяч лет биогенных карбонатных рифовых построек вдали от тропиков. Однако, если пристально рассматривать одно за другим аналогичные или гомологичные сообщества во времени, то можно заметить «остаточный» контраст в общем таксономическом разнообразии при переходе от северных районов к тропическим.

[30] Тейлор [358] и Брэндер и др. [286] обобщили данные о таксономическом разнообразии ряда беспозвоночных Индийского океана как на восточном побережье Африки, так и на океанических островах. Обе упомянутые работы подтверждают, что в одинаковых нишах число таксонов на восточном побережье выше, чем на островах. Таким образом, тезис Мак-Артура [323] о том, что удаленные от побережья острова по ряду причин характеризуются более низким разнообразием таксонов птиц, также можно применить к мелководному бентосу.

[31] Например, исследование Уолмсли и Буко [367] распределения видов изортид дает больше биогеографических результатов, чем простое рассмотрение родов и подродов. Авторы отмечают, что распределение видов изортид в Северном силурийском царстве в лландовери свидетельствует об особенностях развития, которые позднее были замечены на уровне подродов и родов.

[32] Филетическая скорость эволюции — это просто синоним филетической скорости вымирания в тех случаях, когда филетические ряды проходят через какой-то интервал времени, но, если филетический ряд заканчивается в конце такого интервала, тогда появление таксона, о котором идет речь, будет результатом филетической эволюции, а его конец станет окончательным вымиранием, а не филетическим исчезновением.

[33] Валентайн [248] отмечает существование пиков вымирания в позднем ордовике, позднем девоне, пермо-триасе и позднем мелу. Он считает, что пики в позднем ордовике и позднем девоне не сопровождались соответствующими уменьшениями разнообразия таксонов, хотя именно такое явление наблюдалось в пермо-триасе. В действительности же эти пики (см. рис. 22) сопровождались уменьшением разнообразия, но если ученый не пользуется в своих исследованиях первоисточниками, полагаясь вместо этого на обобщающие работы типа «Руководства», которые характеризуют слишком длительные временны́е подразделения, то довольно значительные снижения разнообразия, сопровождающие пики вымирания, окажутся скрытыми более ранними или поздними пиками разнообразия (пик разнообразия в ашгилле, низкое разнообразие в нижнем и среднем лландовери, пик разнообразия в верхнем лландовери; при этом «нижнесилурийское» разнообразие усредняет весь лландовери, образуя пик. Малое разнообразие во фране в сочетании с небольшим разнообразием в фамене дает при их сложении умеренное разнообразие).

Валентайна нельзя винить за то, что он не знал этого дефекта в своем исходном материале, так как использование первичных источников информации о таксономии и корреляции для критических интервалов времени поистине граничило бы с подвигом, но эта проблема все-таки показывает, с какой осторожностью следует пользоваться вторичными источниками с относительно низкой точностью определения времени и географического положения для объектов, которые очень чувствительны ко времени и распространению. Многое из того, что мы исследуем, происходит в относительно короткие промежутки времени и в сравнительно небольших географических районах.

[34] Аналогично обстоит дело даже у планктонных акритарх (Лёблих, письменное сообщение, 1973)!

[35] Предположение Бретски и Лоренца [63] о том, что повсеместные вымирания могли контролироваться генетически и быть результатом скопления таксонов с очень низким уровнем генетической изменчивости, не подтвердилось полученными недавно данными Валентайна и др. [361], указывающими, что двустворчатые моллюски, которые, как можно заключить на основе критериев Бретски и Лоренца (устойчивая окружающая среда, сообщество с большим таксономическим разнообразием, большая специфичность и т. д.), должны иметь низкую степень генетической изменчивости, фактически обладают самой высокой степенью изменчивости, которая когда-либо была известна у животных.

[36] Значительное вымирание (большая скорость окончательного вымирания) в конце триаса коснулось многих групп (о влиянии его на аммоноидей см. работу Видмана [370]), но оно имело место в период сравнительно высокой степени космополитизма, как в предшествующем ему позднем триасе, так и в последующей ранней юре (хотя, как указывал Видман, оно действительно совпало со значительной регрессией).

19—0214

[37] Видман [370] говорил об этой зависимости в связи с разными периодами регрессий, ассоциирующимися с периодами вымирания в мезозое (высокая скорость окончательного вымирания), за которыми следовали трансгрессии, связанные с увеличением разнообразия таксонов (высокая скорость кладогенетической эволюции).

[38] Сделав вывод, что высокий уровень провинциализма способствует увеличению скорости эволюции (из-за меньших величин свободно скрещиваемых популяций), весьма утешительно прочесть у Кауфмана [142], что это относится также к двустворчатым моллюскам мелового периода: «Ограниченные биогеографически таксоны эволюционировали быстрее, чем широко распространенные формы».

[39] Стэнли [352] дал экологическое объяснение эволюции биоты докембрия, которое может служить ответом на многие возражения против высказанных ранее предположений.

[40] «Интервалы времени», о которых идет речь в нашей книге, имеют несколько различную относительную длительность (об относительной продолжительности этих временны́х интервалов см. раздел «Абсолютное время и относительное время»). Они рассматриваются здесь как «единицы», так как отражают общераспространенные подразделения времени, основанные на изучении ископаемых остатков, используемые для корреляций в масштабах земного шара. В некоторых районах земного шара каждая из этих единиц может быть далее подразделена в целях установления местных корреляций (хотя дальнейшее изучение ископаемых остатков, несомненно, заставит нас признать практичность такого подразделения в масштабе всего мира). Так как эти «интервалы времени» имеют несколько разную относительную длительность, необходимо учитывать это обстоятельство при обсуждении изменения скоростей, которое следует ниже. Рассматриваемые здесь изменения скоростей достаточно велики, так что в некоторых случаях отклонения от единицы этих «интервалов времени» действительно могут изменить выводы (см. следующую главу).

[41] Такая интерпретация уменьшения числа таксонов в пржидоле предполагает, что пржидол по продолжительности эквивалентен лудлову и жедину, что совсем не так. Предпочтительная интерпретация дана в табл. 2, где учитывается меньшая временна́я длительность пржидола. Эта разница в длительности, если оставить ее без внимания, привела бы к ошибочным выводам.

[42] Эти изменения, основанные на информации по брахиоподам, параллельны изменениям у тетракораллов. Оливер [199] считает, что среди тетракораллов эндемики Восточно-Американского царства составляют: в пржидоле — 15%, в жедине — 57% (по зигену данные отсутствуют), в эмсе — 90%, в эйфеле — 62%, в живете — 45% и во фране — 0%.

[43] Брамлетт [285] подчеркнул, что уменьшение пищевых запасов в позднем мелу, возможно, играло важную, если не самую важную, роль в сильном вымирании конца мелового периода. В то же время Валентайн [249] указал на возможное влияние уменьшения пищевых ресурсов на повышение скорости кладогенетической эволюции. Весьма важно понять, что не существует никакого противоречия в одновременном проявлении высокой скорости окончательного вымирания и высокой скорости кладогенетической эволюции, так как обе характеристики обусловлены одной причиной — уменьшением запасов пищи в данном случае. Исходя из этого (следуя рассуждениям Брамлетта), увеличение пищевых запасов в раннетретичное время логично коррелировать со значительным снижением скорости окончательного вымирания и со снижением скорости кладогенетической эволюции. Можно предположить, что увеличение скорости кладогенетической эволюции в раннетретичное время у тех форм, которые пересекли границу мела с третичным периодом, было следствием увеличения провинциализма, которым можно объяснить любое уменьшение скорости в результате увеличения пищевых ресурсов. Излишне говорить, что сокращение пищевых ресурсов должно увеличивать скорость филетической эволюции, благодаря тому что оно регулирует общую величину популяции.

[44] И наконец, трудно поверить, что явное отсутствие глубоководного и батиального бентоса было следствием отсутствия пищи. Наличие богатой и разнообразной фауны на континентальных платформах и шельфах нижнего палеозоя указывает на существование богатых пищевых ресурсов. Трудно допустить, что поверхностные воды морей того времени не получали растворенных питательных веществ, так как это потребовало бы глобальной циркуляции поверхностных вод при отсутствии возможности интенсивного обмена с верхними слоями вод океана. Раз мы допускаем наличие пищевых веществ в верхних слоях океана, то очень трудно предположить, что они долгое время оставались безжизненными. Если отбросить это невероятное предположение, то придется допустить непрерывное оседание планктона на дно, а также циркуляцию вод, в результате чего на дне глубоководных морей должны оказаться как растворенные питательные вещества, так и частицы пищи. Теперь, когда мы представили картину распределения пищи на дне океана, трудно представить, как оно могло длительное время оставаться безжизненным. Изучение жизни как прошлой, так и настоящей дает основание считать, что имеющиеся ниши, обеспеченные пищевым материалом, не могут оставаться свободными долгое время, если физические условия не окажутся настолько экстремальными, что исключат существование протоплазмы; последнее никак не может иметь место на дне океанов.

Можно предположить широкое распространение холодных вод, способных поднять уровень компенсации карбоната кальция до границы континентального шельфа, что должно привести к растворению любых следов глубоководной, или батиальной, фауны.

(было бы очень интересно, чтобы этим вопросом занялись метеорологи и океанографы).

Еще одна точка зрения по поводу отсутствия ракушечного бентоса в раннем палеозое появилась в результате бесед с морскими геологами. Двустворчатые моллюски в современных глубоководных морях имеют крайне низкую плотность популяций (чтобы получить «богатый улов», якорную драгу Сандерса и Хесслера надо тянуть по дну океана по крайней мере несколько часов). В кернах глубоководных кайнозойских фаций двустворчатые моллюски практически отсутствуют, что, вероятно, объясняется очень низкой плотностью популяций и последующим влиянием растворения. Размышляя над этой информацией, можно сделать вывод, что если глубоководные моря в раннепалеозойское время действительно имели богатую (по современным стандартам) фауну двустворчатых моллюсков, то шансы их сохранения весьма незначительны.

Мензис и др. [325] пришли к выводу, что основная масса современного глубоководного бентоса ведет свое происхождение от постпалеозойской шельфовой фауны. Однако это не дает нам ответа на вопрос, существовал ли в палеозое разнообразный, способный к воспроизводству глубоководный бентос. Период интенсивного вымирания на границе перми и триаса, очевидно, не сильно повлиял на палеозойскую глубоководную бентосную фауну (благодаря различным факторам), но если Мензис и его коллеги правы в том, что современный бентос берет свое начало от кайнозойской и мезозойской шельфовой фауны, то мы вправе предположить, что палеозойский глубоководный бентос (если таковой существовал) был постепенно вытеснен мезозойским и кайнозойским.

45 Данное Маме [324] описание трех выделенных по фораминиферам царств раннего карбона в северном полушарии, границы которых соответствуют современным параллелям, аналогично хорошо обоснованной постпалеозойской истории, отраженной в Атласе Халлама.

46 Термин «нормальный» означал наиболее богатый тип фауны области. Он не отражает характеристики среды обитания.

47 Это предположение было недавно подтверждено Нибуром [331], который при изучении слоев зоны *pinyonensis* (эмс) в округе Юрика, штат Невада, обнаружил минимум пять сообществ брахиопод в процессе изучения части профиля через край платформы (вероятно, бентосный комплекс 3 и перекрывающая его часть комплекса 4).

48 Сообщества ровного дна и малоподвижных вод, характеризующиеся многочисленными ребристыми спириферидами, обычно представлены разрозненными створками, что, как полагают, является результатом деятельности других организмов (агрессоров) и слабых течений. Рифовые и связанные с рифами сообщества малоподвижных вод (например, Чешский и Уральский комплексы сообществ) таксономически сильно отличаются от сообществ ровного дна малоподвижных вод, характеризующихся обилием спириферид. Ясно, что такое таксономическое различие вызвано не условиями малоподвижной воды, а наличием или отсутствием рифов и какими-то дополнительными факторами, например характером и количеством пищи, или другими, которые еще не рассматривались. Логично предположить, что разница в степени разрозненности раковин объясняется тем, что рифовые формы подвергались гораздо меньшему воздействию течений после гибели, чем обитавшие на той же глубине сообщества ровного дна. Менее вероятным кажется объяснение, что связанные с рифами раковины расчленялись с большим трудом, так как в тех и других условиях присутствуют самые разнообразные таксоны.

49 Основная мысль Данбара [297, 298, 299] о том, что эволюция посредством естественного отбора воздействует на экосистему как на единое целое, в какой-то степени подтверждается представленной нами картиной эволюции сообществ. Вывод, к которому мы пришли в нашей книге, что группы сообществ (остается неясным, насколько сравнимы наши «группы сообществ» и «экосистема» Данбара) содержат таксоны, которые совместно эволюционируют, а не «бродят в ночи», действительно подразумевает, что множество, если не подавляющее большинство таксонов, имеет тенденцию эволюционировать как одна экологическая единица. Однако палеонтологические данные еще не дали нам ответа на вопрос, зависит ли эволюция одного таксона, входящего в экологическую единицу, от эволюции других таксонов этой же системы. Если экологическая единица является настолько же биологическим выражением соответствующего комплекса физических факторов, насколько и чем-то другим, то вполне возможно, что она и не состоит из зависимых и взаимозависимых таксонов, по крайней мере если это экологическая единица ровного дна.

50 Альберштадт и Уолкер [273], изучая древние комплексы рифов, получили сведения о последовательности сообществ («экологической последовательности»), которые дополняют работу Леконта, как и работа Никола [330].

51 Ричард [343] приводит аналогичные примеры из позднеордовикской толщи Ричмонд.

52 Фауны из глинистых пород могут включать таксоны, сходные с таксонами фаун, обитавших на твердых грунтах, но первые должны иметь приспособительные черты к илистым грунтам (см. работу Шумана [345] о разных типах брахиопод, которые приспосабливаются к разным грунтам).

53 Примером физически контролируемого ряда сообществ служит последовательность сообществ в циклотемах карбона — перми, а также фауны, встречающиеся выше и ниже лавовых потоков. В обоих случаях имеют место быстрые изменения глубины, а также переходы от морских фаун к неморским.

Дейтон [294] дает описание еще одного типа последовательности сообществ, когда борьба за пространство приводит к иерархической сукцессии таксонов. Она может быть прервана разрушительными физическими явлениями, после которых цикл начинается снова, или может быть изменена под действием разных физических условий, способствующих существованию определенных таксонов или исключающих их. Распознать подобные ситуации на ископаемых остатках бывает очень трудно. Такими ситуациями можно, вероятно, объяснить ассоциации различных таксонов и большие скопления одинаковых таксонов, находящиеся в одинаковых положениях.

[54] Андерсон и Макурат [274] убедительно показали, что сообщества гипидулинид обитали в условиях высокой энергии и турбулентности, а также что поднятый кверху передний край раковины в значительной степени обусловлен вторичным утолщением в области макушки (наблюдающимся как у гипидулид, так и у многих других форм, живущих в условиях подвижных вод).

[55] Необходимо подчеркнуть, что как лингулоидные, так и орбикулоидные брахиоподы встречаются в ассоциациях, значительно удаленных от сообщества орбикулоидей — лингулоидей. Раковины обеих групп имеют широкое распространение. Установить это сообщество помогает общая ассоциация, географическое положение, а также таксономическое разнообразие. Именно на это указывал Пикерилл [337] при описании нескольких экземпляров лингулоидов из ордовикских толщ Уэльса, положение которых (хотя и прижизненное) не позволило отнести их к сообществу орбикулоидных — лингулоидных.

[56] Вопреки предположению Осгуда и Жмуга [334] мы считаем, что присутствие нескольких лингулоидных в положении роста вместе с окаменелыми остатками древесины не является достаточным основанием, чтобы считать *Zoophycos* принадлежащей к бентосному комплексу 2. Возможно, здесь имела место морская коса.

[57] Фон Аркс [255] указывает, что соленость верхних слоев воды в океане в наше время зависит от скорости испарения и количества годовых осадков.

[58] Существование холодного климата в Гондванской области Мальвинокаффрского царства в период от ордовика до перми включительно (в Австралии — от ордовика до девона) подверждается широким распространением тиллитов, а также ассоциирующихся с ними ледниковых отложений в позднем ордовике и в карбоне — перми. Кроме того, наличие силурийских и девонских высокопровинциальных однообразных мальвинокаффрских фаун в районах, где отсутствуют рифовые и какие-либо другие известняки (исключение — Австралия), также говорит о существовании холодных вод. Ордовикские фауны беспозвоночных северной Африки, южной и центральной Европы, по-видимому, представляют собой однообразные провинциальные единицы, которые в связи с отсутствием известняков также можно относить к «холодноводному» типу.

Подобная ситуация не характерна для кембрия. Следовательно, можно сделать вывод, что Гондванская область Мальвинокаффра в период от ордовика до перми характеризовалась высокой степенью провинциализма, что в основном было обусловлено холодным климатом.

[59] Грей представила независимые доказательства в пользу ограниченной циркуляции на платформах в силуре (см. [110]). Она обнаружила, что многочисленные споры, относящиеся к типу спор наземных растений (хотя и не обязательно произошедшие от наземных растений), встречаются только в положениях, очень близких от берега (бентосный комплекс 1) или соответствующих солоноватоводной обстановке, и почти никогда не встречаются на удалении от берега. Она сопоставила эти данные с распределением пыльцы и спор в современных океанах, где речные и океанические течения способствуют широкому распространению растительных микрофоссилий, и сделала вывод об отсутствии сильных течений и достаточно мощных рек, пересекавших силурийские платформы, которые могли перемещать большие массы воды, содержащей споры, на большие расстояния от побережья. Такая картина циркуляции в силуре значительно отличается от девонской [Мак-Грегор, устное сообщение, 1972 г.] и последевонской [109].

[60] Выводы Зонненфельда [349] о том, что для вторичной доломитизации требуется органический материал, а возможно, и бактерии, согласуются с тем, что биотическая доломитизация наблюдается ниже поверхности раздела осадок — вода, а также, как утверждает Зонненфельд, в неморских и литоральных фациях.

[61] Видман [370] установил, что мезозойские аммоноидеи являются примером корреляции регрессии с вымиранием (высокая скорость окончательного вымирания), за которым следует эволюционное разнообразие (высокая скорость кладогенетической эволюции), сопровождающее последующую трансгрессию.

[62] Определение термина «орогения», как он используется в нашей книге, приведено в разделе «Орогения и провинциализм».

[63] Если несогласие между формацией Нижний Кабаллос и Нижним Арканзасским новакулитом и формацией Верхний Кабаллос и Верхним Арканзасским новакулитом соответственно не является отражением среднедевонских событий к югу от Льянорского района [371].

[64] Впервые упомянуты Суги и Лекорхом в северной Африке [234].

[65] Циглер и Мак-Керроу [373] исследовали распространение красноцветных морских отложений раннего палеозоя, в основном силура, в Европе и центральных Аппалачах. Они пришли к выводу, что красный цвет этих отложений обязан наличию в них гематита,

произошедшего преимущественно из глубоко выветрелых пород, которые (по моему мнению) были очень «теплыми», «увлажненными» и не подвергались восстановлению при транспортировке. Такие красноцветные морские отложения известны также в северной части штата Мэн и в Нью-Брансуике («Марганцевый» район округа Арустук). Эти отложения служат дополнительным косвенным доказательством существования теплого климата в Северном силурийском царстве.

[66] Вудроу и др. [372] обобщили данные о широко распространенных карбонатных включениях, трубках и других подобных образованиях в девонских континентальных породах — Древних красных песчаниках и их аналогах — вокруг Северной Атлантики, где их тесная ассоциация с двоякодышащими рыбами также указывает на существование тропического влажного и сухого, муссонного климата.

[67] В одной из своих ранних работ Буко и Джонсон [45] называли «Лландоверийским царством космополитов» то, что в этой книге названо Северным силурийским царством. Урало-Кордильерскую и Северо-Атлантическую области в позднем силуре они формально не относили к этому царству. Для того чтобы сильнее подчеркнуть контраст между северной и южной (Мальвинокаффрское царство) фаунами, я решил ввести всеобъемлющий термин «Северное силурийское царство».

[68] Общий космополитный характер фауны Северного силурийского царства в раннем силуре не исключает локального проявления невысокой степени эндемизма, который иногда приобретает большое значение, когда мы пытаемся понять скорости эволюции определенных групп организмов. Например, если говорить о брахиоподах стрикландидах, то следует отметить, что большая часть Северо-Американской платформы была занята родом *Microcardinalia*, а *Stricklandia* census strictu обитала лишь в окраинных районах Аппалачей и Британской Колумбии. Сравнительно быстрая скорость филетической эволюции *Stricklandia* очень хорошо согласуется с сокращением площади распространения и величины популяции. Этот пример показывает, насколько важно при решении таких проблем иметь максимально точные таксономические данные. При проведении палеоэкологического и таксономического анализа с учетом «конца» эволюции мы должны полагаться только на самую точную таксономию. Следует также отметить, что в конце позднего лландовери род *Pentlandella* обитал только в Англии и в небольшой части Балтийской области. Делая вывод о провинциализме или космополитизме фауны области, континента или более крупной единицы, мы должны иметь в виду возможность высокой степени эндемизма отдельных таксонов, которая не должна затушевывать общий космополитный характер большей части фауны.

[69] Новые собранные на северо-западе Гренландии коллекции, любезно предоставленные мне Гренландским геологическим комитетом, содержат фауну брахиопод (включая субрианинид), которые относятся к Урало-Кордильерской области.

[70] Заметное по всему земному шару увеличение размеров раковин брахиопод, приуроченное к началу девона, помогает уточнить возраст девонских брахиопод Мальвинокаффрского царства, так как эти брахиоподы обычно имеют крупные размеры. Буко [281] и Стэнли [353] отмечали общую тенденцию (характерную для многих групп организмов) увеличения размеров в процессе эволюции (правило Копа). Брахиоподы лландовери — нижнего жедина относительно мелкие по сравнению с брахиоподами позднего девона (силурийские Pentamerinae с очень крупными раковинами являются редким исключением, хотя мы не можем сравнить их с их девонскими потомками ввиду осутствия последних). Брахиоподы позднего жедина заметно увеличились в размерах по сравнению с брахиоподами раннего жедина. В зигене и в более позднем девоне преобладают крупные раковины. Таким образом, если исходить только из размеров раковин, то можно сделать вывод, что все девонские формы Мальвинокаффрского царства относятся к послежединскому времени.

[71] В предыдущих работах по биогеографии девонских брахиопод [52] мы пользовались термином «Аппалачская провинция» для обозначения того, что здесь мы называем Восточно-Американским царством. Исследуя распределение четырехлучевых кораллов, Оливер [198] для обозначения этой же территории пользуется термином «восточная провинция Северной Америки». После совместных обсуждений мы с Оливером пришли к единому мнению называть эту территорию Восточно-Американским царством, подразделив ее на субпровинции Амазонско-Колумбийскую, Невадскую и Аппохимчи (территория между полуостровом Гаспе и Гудзоновым заливом на северо-востоке и Чиуауа на юго-западе). На современном уровне наших знаний биогеографии девона эта номенклатура должным образом характеризует фауны «аппалачского типа» как Северной, так и Южной Америки.

[72] Скраттон [346] поднял этот трудный вопрос в связи с возрастом некоторых фаун четырехлучевых кораллов в девонских отложениях Периха в Венесуэле. Он сравнивает кораллы Периха со сходными таксонами эйфельской части формации Онондага в субпровинции Аппохимчи и приходит к логическому выводу, что фауна Периха относится к эйфелю. Однако брахиоподы этого региона включают ряд таксонов, которых раньше не находили в таких молодых отложениях, как эйфельские (Скраттон не учитывает этого обстоятельства). К этим таксонам относятся *Pacificocoelia* (*Leptocoelia flabellites* Боуэна), крупная *Eodevonaria* (мелкие формы *Eodevonaria* встречаются в отложениях Онондага в субпровинции Аппохимчи), *Dalejina* (*Rhipidomella* Боуэна) и т. д. В этом случае важно не обсуждать пределы распространения ряда разных таксонов четырехлучевых кораллов,

брахиопод или микроостатков, а понять, что эти фауны Амазонско-Колумбийской субпровинции характеризуются разнообразием таксонов, которые в субпровинции Аппохимчи не ассоциируются друг с другом в одном и том же слое. Таким образом, мы стоим перед труднейшим вопросом, является ли одна группа таксонов предшественницей группы появляющейся позднее в субпровинции Аппохимчи (основная масса четырехлучевых кораллов типа Онондага) или же эта другая группа представляет собой «реликты» организмов, которые исчезли раньше в этой субпровинции (большинство «типичных» брахиопод эмса). Ответить на эти вопросы сейчас пока еще очень трудно. Однако не следует забывать о них, и надо попытаться ответить на них тогда, когда мы получим многочисленные новые сведения.

[73] Единственный эндемичный таксон в Амазонско-Колумбийской субпровинции—это мало известная хонетида «*Chonetes*» *freitasi* Rathbun. Необычно грубая скульптура раковины этой хонетиды указывает, вероятно, на то, что это новый род, но из-за отсутствия хорошо сохранившихся экземпляров, на которых было бы четко видно внутреннее строение спинной створки, мы не можем ничего сказать точно о природе и таксономических связях этого вида. *Dictyostrophia* в девонских отложениях Колумбии, несмотря на то что она известна лишь в этой субпровинции, встречается слишком редко, чтобы она могла играть важную роль.

[74] Обратите внимание на отсутствие *Leptocoelia*, *Costellirostra* и *Eatonia* (а также многих других типичных таксонов субпровинции Аппохимчи, например *Hipparionyx* и *Beachia*, но это, вероятно, объясняется отсутствием сообществ бентосного комплекса 2, таких, как, например, сообщество *Hipparionyx* в Невадской субпровинции, что является следствием послераннедевонской эрозии, имевшей место восточнее, или доломитизации).

[75] Ленц и Педдер опубликовали список [315] богатой зигенской фауны Юкона. Это фауна *Gypidula* sp. 1—*Davidsoniatrypa*, она состоит в основном из сообщества *Vagrania*—*Skenidioides* (бентосные комплексы 4—5) группы таксонов царства Старого Света, которая тесно связана с фаунами эмских отложений Кордильер в штате Невада (в частности, зона *pinyonensis*, бентосные комплексы 4—5), а также с зоной *Quadrithyris*, позднежединскими фаунами Невады, которые биогеографически характеризуют область Кордильер. На рис. 25 область Кордильер для жедина — зигена не выделена, хотя имеется достаточно информации, подтверждающей значительные отличия этой зоны от существовавших одновременно фаун Тасманской и Рейнско-Чешской областей. Можно предположить, что западнее территории, занятой фаунами бентосного комплекса 3 Восточно-Американского царства и фаунами зигена Невадской субпровинции в центральной Неваде, существовали более глубоководные фауны (бентосные комплексы 4—5) области Кордильер и фауны, характерные для царства Старого Света, которые соответствуют *Gypidula* sp. 1—*Davidsoniatrypa*, сообщество *Vagrania* — *Skenidioides*. Предстоит определить, где распространены эти фауны сообщества *Vagrania* — *Skenidioides*: на западе — в Неваде или северной Калифорнии, рядом с фаунами Восточно-Американского царства, входящими в состав бентосного комплекса 3 (основной массой фауны зоны *Trematospira* в Неваде), или к западу от глубоководных фаун Восточно-Американского царства, входящих в сообщество *Dicaelosia* — *Hedeina* (здесь важно помнить, что известные нижнедевонские фауны северной Калифорнии относятся к царству Старого Света, хотя о них слишком мало известно, чтобы отнести их к какой-то области. В ближайшем будущем работа Поттера даст ответ на этот вопрос).

[76] Мак-Керроу и Циглер [179] поставили вопрос о положении пояса Уошито в раннепалеозойское время. Они считают, что он целиком (включая большую часть Пидмонта и Флоридскую платформу) находился на западной стороне Гондваны и был значительно удален от Северной Америки. Но никаких доказательств, подтверждающих эту точку зрения, нет. Фациальные отношения между породами пояса Уошито и породами, распространенными к северо-западу на Северо-Американской платформе, для конца кембрия — девона известны настолько хорошо, что не требуют никаких комментариев [265, 176]. Блоки платформенных доломитов и известняков, аналогичные тем, что встречаются к северо-западу на краю Северо-Американской платформы в кембро-ордовике, отмечаются в одовикских турбидитовых фациях пояса Уошито в районе Маратон и не имеют подходящего источника в западной части Старого Света. Подобных примеров можно привести множество. Весьма однородные стратиграфические схемы кембрия — девона района Средиземного моря совсем не похожи на схемы Флоридской платформы и района Уошито (где, например, имеются эквиваленты известных в Старом Свете девонских кремнистых сланцев, представленных Арканзасским новакулитом и кремнистыми сланцами Кабаллос, силурийской толщей Блейлок и аспидными сланцами Миссури-Маунтин, а также ордовикскими и позднекембрийскими подразделениями).

Платформенные карбонатные толщи Даггер-Флат и Маратон района Маратон не имеют литологических эквивалентов в западной части Старого Света. В этом смысле знаменательно отсутствие в районе Уошито морских и флювиальных ледниковых отложений, имеющихся в Средиземноморье, а также существенные различия лито- и биостратиграфии кембро-ордовика этих районов. Все это можно так или иначе объяснить, но остается впечатление, что пояс Уошито имеет мало общего с районом Средиземного моря. И наконец, следует упомянуть, что Келлер и Цебулл [145] в работе под названием «Тектоника плит и система Уошито в Техасе, Оклахоме и Арканзасе» даже не упоминают о том, что пояс Уошито когда-то мог находиться далеко от Северо-Американского континента.

Кроме того, наличие на платформе севернее линии Уошито в округе Пекос, Техас, кремнистых сланцев, аналогичных имеющимся в Кабаллосе, связывает фацию Уошито с платформой, так что гипотезу Мак-Керроу — Циглера можно не принимать в расчет (Джонс [311] писал: «На обнажении Биг-Бенд в окрестностях Маратона девонская формация Кабаллос имеет мощность 60—180 м и представлена почти исключительно новакулитом и кремнистыми сланцами. Скважина № 1 компании «Clymouth Oil» подсекла 125 м девонских пород, которые на 90% представлены кремнистыми сланцами. Чтобы достичь силурийских отложений Симпсон и Элленбергер, необходимо пробурить эти кремнистые сланцы, что связано с большими трудностями и затратами».)

[77] Обнаружение Оливером [письменное сообщение, 1972 г.] в отложениях Шохари (эмс) из местонахождения 152 каррингтонских кремнистых сланцев Джемисон тетракораллам *Acinophyllum davisi* (округ Чилтон, Алабама) говорит о том, что отложения Джемисон (а значит, и подстилающие их отложения Баттинг-Ром) относятся к нижнему девону. Оливер также показывает, что этот коралл — типичный таксон Восточно-Американского царства, поэтому отложения Джемисон без опасений можно отнести к этому биогеографическому царству — вывод, не очень неожиданный, ввиду того что эти отложения находятся недалеко от типичных отложений субпровинции Аппохимчи на северо-западе (в провинции Хребтов и Долин района Бирмингем), а также ввиду наличия в них многочисленных *Meristella* (восточноамериканский таксон). Каррингтон [72] писал о присутствии спор, относящихся к эмсу, в отложениях Джемисон.

[78] Недавно вышла в свет работа Дубатолова [296], где он рассматривает биогеографическое распределение девонских кораллов-табулят. У меня еще не было возможности подробно изучить эту работу, но, просмотрев ее бегло, я пришел к выводу, что многие биогеографические единицы (особенно в СССР), соответствуют тем, которыми мы пользуемся в нашей работе при описании подразделений, включающих брахиоподы, хотя во многих случаях они имеют другие названия. Коллекция образцов фактически характеризует (что, по-видимому, неизбежно из-за слабой изученности табулят за пределами СССР) биогеографические подразделения СССР. Для идентификации этих подразделений за пределами СССР использовались предыдущие биогеографические исследования, в основном базирующиеся на брахиоподах. По-видимому, не было попыток (в частности, по СССР) разрешить вопрос, являются ли некоторые региональные различия в фаунах табулят отражением биогеографического или экологического контроля. Однако полученные Дубатоловым данные указывают на возможность использования табулят, широко распространенных в силуре — девоне, для целей биогеографии.

[79] Барнс и др. [279] повторяют и несколько расширяют выводы Николла и Рексрода, но я все-таки полагаю, что нельзя спешить с выводами до тех пор, пока не будет предпринята серьезная попытка объяснить картину распространения нижнесилурийских конодонтов по глубинам на основе зональности планктона по глубинам, а не провинциализма. Настораживает также вывод Барнса и др. о том, что позднесилурийские конодонты являются менее провинциальными формами, чем раннесилурийские (вывод, противоречащий данным, полученным на основе других групп макроископаемых).

[80] Вывод Вестермана [369] о широких вариациях нижней границы распространения цефалопод по глубине основан на весьма различном сопротивлении разрыву перегородки. Необходимо выявить дополнительный морфологический критерий, который поможет более точно определить глубины обитания всех групп цефалопод, имеющих перегородки. Видманн [370] высказал предположение, что аммоноидеи обитали на разных глубинах, причем формы с гладкими раковинами обитали на большей глубине, чем формы со скульптурой.

[81] Логично предположить, что при прочих равных условиях организмы, быстро достигающие половой зрелости, будут эволюционировать быстрее, чем организмы, медленно достигающие этого состояния. Однако данные об ископаемых показывают, что фактор величины популяции намного превышает фактор длительности достижения половой зрелости. Например, время, требующееся для достижения половой зрелости у хоботных, гораздо больше, чем у грызунов, устриц или гребешков, но небольшие популяции хоботных (характеризующихся высоким уровнем провинциализма и требующих больших площадей для каждой особи по сравнению с другими животными) эволюционировали гораздо быстрее. Следовательно, напрашивается вывод, что при определении скорости эволюции значение временного интервала, необходимого для достижения половой зрелости, намного меньше, чем значение величины популяции, члены которой свободно скрещиваются между собой.

[82] Для тех, кто все еще настроен скептически по поводу очень тесной связи между величиной популяции и скоростью эволюции, поучительным примером могут служить обитатели пещер. Барр [1968, Evol. Biol., 2] дает прекрасный анализ разнообразия органических форм в применении к обитателям пещер. Он свел воедино все данные о природе глубоких морфологических изменений у многих групп пещерных обитателей, включая слепоту, отсутствие пигмента в наружных слоях, отсутствие крыльев, переход ко всеядности и т. д. Барр считает, что большинство «пещерных систем», в которых встречаются эти формы и в которых они, вероятно, эволюционировали от «посторонних» предков, относятся к плейстоцену или в некоторых случаях к плиоцену — плейстоцену. Популяции пещерных обитателей очень малы по сравнению с популяциями родственных видов за их пределами, плотности их популяций также низкие. Сравнительно ничтожные популяции

пещерных обитателей очень контрастируют с популяциями родственных видов вне пещер, так что весьма трудно опровергнуть связь между очень мелкой популяцией и очень быстрыми морфологическими изменениями «внутри пещер», если принять во внимание практическое отсутствие таких изменений «за их пределами». Тот факт, что морфологические изменения, сопровождающие существование обитателей пещер, можно истолковать как быструю потерю структур и функций, не имеющих селективной ценности «внутри пещер», интересен сам по себе, но он не связан в данном случае с вопросом корреляюии скорости изменений и величины популяций. Потеря зрения и пигментации и другие особенности, появившиеся у небольших популяций саламандр, рыб и других таксонов в каком-то интервале плейстоцена, несомненно, являются примерами наиболее быстрой эволюции, которые можно сравнить с наиболее быстрыми изменениями, известными у циклидных рыб озер Африки, и изменениями у хоботных, происшедшими в сравнительно короткие промежутки времени, когда величина популяций была также очень маленькой.

[83] При прочих равных условиях (неоднородность среды обитания и т. д.) территория с большими пищевыми запасами способна прокормить более крупные популяции любого вида, чем площадь с ограниченными пищевыми ресурсами. Поэтому логично предположить, что формы, обитающие на площади с небольшими запасами пищи, должны эволюционировать быстрее. К великому сожалению, мы не можем определить количество пищевых запасов в геологическом разрезе.

[84] Дентон в своей статье [1973, Proc. R. Soc. Lond., B, 185] определяет положение нижней границы глубины обитания морской ракушечной фауны в раннепалеозойское время, суммируя современные данные по распространению *Nautilus* и по максимальному гидростатическому давлению, которое может выдержать раковина этого рода (соответственно 500 и 600 м). Иначе говоря, нет оснований полагать, что в настоящее время можно найти наутилоидных с целыми раковинами ниже этой глубины или что ископаемые наутилоидные и аммоноидные с целыми раковинами отражают глубины значительно меньше тех, на которых обитают современные *Nautilus.*

Дополнительную информацию о нижней границе распространения морской ракушечной фауны в нижнем палеозое дает Льюис [1965, Can. J. Zool., 43] в своей работе о процентном составе фильтраторов и илоедов, обитавших на разной глубине в районе Барбадоса.

Льюис обнаружил редкий переход от преимущественно фильтрующего ракушечного бентоса на глубинах континентального шельфа до бентоса с преобладанием илоедов за пределами континентальной окраины и верхней границы батиальной зоны. Абиссальный бентос, естественно, представлен почти исключительно илоедами. Преобладание брахиопод-фильтраторов у границы бентосного комплекса 5 согласуется с данными Льюиса о положении границы континентальной окраины с батиальной зоной. Редкая встречаемость слоистых кремнистых сланцев геосинклинального типа (лидитов) в ассоциации с бентосным комплексом 5 и более мелководными отложениями также согласуется с тем, что нижняя граница бентосного комплекса 5 проходила вблизи границы континентальной окраины.

[85] Даже беглый просмотр двадцати пяти томов «Руководства по палеонтологии беспозвоночных», опубликованных на сегодняшний день, показывает, что большинство таксонов, имевших большую продолжительность существования, обладали широким географическим распространением и наоборот. Это обобщение не считается с филетическими и классовыми границами.

Точно так же обстоит дело и с позвоночными, хотя следует отметить, что большинство из них имеет более ограниченное географическое распространение по сравнению с морскими беспозвоночными; первые имеют также более короткое стратиграфическое распространение, что соответствует сделанному выше обобщению. Наконец, вывод Стенли опровергается тем, что географически широко распространенные более космополитные рудисты и герматипные кораллы наряду с многими другими группами животных имели гораздо большую продолжительность существования в разные периоды времени, чем географически ограниченные провинциальные таксоны этих же групп. Трудно себе представить какое-либо объяснение столь широкому распространению рудистов и герматипных кораллов, если бы они были менее конкурентоспособны, чем географически ограниченные таксоны тех же самых групп.

Список литературы

1. *Adams J. E., Rhodes M. L.*, Dolomitization by seepage refluxion, Bull. Am. Assoc. Petroleum Geologists, **44**, 1912—1920, 1960.
2. *Adey W. H., Macintyre I. G.*, Crustose coralline algae, a re-evaluation in the geological sciences, Bull. Geol. Soc. Am., **84**, 883—904, 1973.
3. *Aldridge R. J.*, Leandovery conodonts from the Welsh Borderland, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), **22**, 2, 127—231, 1972.
4. *Amos A., Boucot A. J.*, A revision of the brachiopod family Leptocoellidae, Palaeontology, 6, 440—457, 1963.
5. *Amsden T. W.*, Stratigraphy and paleontology of the Brownsport Formation (Silurian) of western Tennesse, Yale Univ. Peabody Mus. Nat. Hist., Bull., 5, 1—138, 1949.
6. *Amsden T. W.*, Brachiopods of the Henryhouse Formation (Silurian) of Oklahoma, J. Paleont., **25**, 69—96, 1951.
7. *Amsden T. W.*, Brachiopods of the Edgewood Formation, 1973.
8. *Anderson E. J.*, Environmental models for Paleozoic communities, Lethaia, **4**, 287—302, 1971.
9. *Arkell W. J.*, Jurassic Geology of the World, Hafner, New York, N. Y., 806, 1956.
10. *Ayala F. J.*, Competition between species, Am. Scientist, **60**, 348—357, 1972.
11. *Barnes V. E., Cloud P. E., Jr., Warren L. E.*, Devonian rocks of central Texas, Bull. Geol. Soc. Am., 59, 125—140, 1947.
12. *Barrois C., Pruvost P., Dubois G.*, Faune Siluro-Devonienne de Lievin, Mém. Soc. Géol. Nord, 2, 225, 1920.
13. *Beclard F.*, Les Spirifères du Cohlenzien Belge, Mem. Soc. Belge Géol., 9, 240, 1895.
14. *Behrens E. W., Watson R. L.*, Differential sorting of pelecypod valves in the swash zone, J. Sed. Petrol., **39**, 159—165, 1969.
15. *Berdan J. M., Berry W. B. N., Boucot A. J., Cooper G. A., Jackson D. E., Johnson J. G., Klapper G., Lenz A. C., Martinsson A., Oliver W. A., Rickard L. V., Thorsteinsson R.*, Siluro-Devonian boundary in North America, Geol. Soc. Am. Bull., **80**, 2165—2174, 1969.
16. *Berry W. B. N.*, Early Ordovician bathyurid province lithofacies biofacies, and correlations — their relationship to a proto-Atlantic Ocean, Lethaia, **5**, 2165—2174, 1972.
17. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, ed., Correlation of the North American Silurian rocks, Geol. Soc. Am. Spec. Pap., **102**, 289, 1970.
18. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, Depth distribution of Silurian graptolites, Geol. Soc. Am., Abstr., Ann. Meet., 505, 1971.
19. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, ed., Correlation of the South American Silurian rocks, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., **133**, 59, 1972a.
20. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, Silurian graptolite depth zonation, Proc. 24th Int. Geol. Congr. Montreal, Sect. 7, Paleontol., 59—65, 1972b.
21. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, ed., Correlation of the Near-Eastern and Southeast Asian Silurian rocks, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., **137**, 65, 1972c.
22. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, Llacio-eustatic control of Late Ordovician-Early Silurian platform sedimentation and faunal changes, Geol. Soc. Am. Bull., **84**, 275—284, 1973a.
23. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, eds., Correlation of the British Silurian rocks, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., 1973b.
24. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, eds., Correlation of the African Silurian rocks, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., **147**, 83, 1973c.
25. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, Eds., Correlation of the Australian Silurian rocks, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., 1973d.
26. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, Eds., Correlation of the East Asian Silurian rocks, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., 1973c.
27. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, Eds., Correlation of the Asiatic Russian Silurian rocks, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., 1973f.
28. *Berry W. B. N., Boucot A. J.*, eds., Correlation of the European Silurian rocks, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., 1973g.

29. *Bofinger V. M.*, *Compston W.*, *Gulson B. L.*, A Rb—Sr study of the Lower Silurian State Circle Shale, Canberra, Australia, Geochim. Cosmochim. Acta, **34**, 433—445, 1970.
30. *Bottino M. L.*, *Fullager P. D.*, Whole-rock rubidium-strontium age of the silurian-Devonian boundary in northweastern North America, Bull. Geol. Soc. Am., **77**, 1167—1176, 1966.
31. *Boucek B.*, Significance of dacryoconarid tentaculites and graptolites, Int. Symp. Devon. System, Alberta Soc. Petroleum Geologists, **2**, 1275—1281, 1968.
32. *Boucot A. J.*, Brachiopods of the Lower Devonian rocks at Hihgland Mills, New York, J. Paleont., **33**, 727—769, 1959.
33. *Boucot A. J.*, The Eospiriferidae, Paleontology, **5**, 682—711, 1963a.
34. *Boucot A. J.*, The globithyrid facies of the Lower Devonian, Senckenb. Lethaia, **44**, 79—84, 1963b.
35. *Boucot A. J.*, Origins of the Silurian fauna, Geol. Soc. Am., Abstr. Ann. Meet., 33—34, 1968a.
36. *Boucot A. J.*, Silurian and Devonian of the northern Appalachians, In Studies of Appalachian Geology, Wiley — Interscience, New York, N. Y., 83—94, 1968b.
37. *Boucot A. J.*, The Soviet Silurian, recent impressions, Bull. Geol. Soc. Am., **80**, 1155—1162, 1969.
38. *Boucot A. J.*, Practical taxonomy, zoogeography, paleoecology, paleogeography and stratigraphy for Silurian and Devonian brachiopods. Proc. N. Am. Paleontol. Conv., F, 566—611, 1970.
39. *Boucot A. J.*, Malvinokaffric Devonian marine community distribution and implications for Gondwana, Anal. Acad. Brasil Cience., **43**, 23—49, 1971.
40. *Boucot A. J.*, *Harper C. W.*, Silurian to lower Middle Devonian Chonetacea, J. Paleontol., **42**, 143—176, 1968.
41. *Boucot A. J.*, *Heath E. W.*, Geology of the Moose River and Roach River synclinoria, northwestern Maine, Maine Geol. Surv. Bull., **21**, 117, 1969.
42. *Boucot A. J.*, *Johnson J. G.*, Paleogeography and correlation of Appalachian Province Lower Devonian sedimentary rocks, Tulsa Geol. Soc. Digest, 3, 53, 1967a.
43. *Boucot A. J.*, *Johnson J. G.*, Silurian and Upper Ordovician atrypids of the genera *Plectatrypa* and *Spirigerina*, Norsk Geol. Tiddsskr., **47**, 79—101, 1967b.
44. *Boucot A. J.*, *Johnson J. G.*, *Callicalyptella*, a new genus of notanopliid brachiopod from the Devonian of Nevada, J. Paleontol., 46, 299—302, 1972.
45. *Boucot A. J.*, *Johnson J. G.*, Silurian brachiopod zoogeography, In *A. Hallam*, ed., Atlas of Palaeobiogeography, Elsevier, Amsterdam, 59—66, 1973.
46. *Boucot A. J.*, *Yochelson E.*, Paleozoic gastropods from the Moose River synclinorium, northern Maine, U. S. Geol. Surv. Prof. Pap., 503A, 20, 1966.
47. *Boucot A. J.*, *Brace W.*, *DaMar R.*, Distribution of brachiopod and pelecypod shells by currents, J. Sed. Petrol., 28, 321—332, 1958a.
48. *Boucot A. J.*, *MacDonald G. J. F.*, *Milton C.*, *Thompson J. B.*, *Jr.*, Metamorphosed Middle Paleozoic fossils from centrale Massachusetts, eastern Vermont, and western New Hampshire, Bull. Geol. Soc. Am., 69, 855—870, 1958b.
49. *Boucot A. J.*, *Harper C. W.*, *Rhea K.*, Geology of the Beck Pond area, Maine Geol. Surv., Spec. Geol. Stud. Ser. 1, 33, 1959.
50. *Boucot A. J.*, *Harper C. W.*, *Rhea K.*, New Scotland depositional history of the Beck Pond region, Somerset County, Maine, Maine Geol. Surv., Contrib. Geol. Maine, Bull., 18, 23, 1966.
51. *Boucot A. J.*, *Cumming L. M.*, *Jaeger J.*, Contribution to the age of the Gaspe Sandstone and Gaspe Limestone, Geol. Surv. Can. Pap., 67—25, 27, 1967.
52. *Boucot A. J.*, *Johnson J. G.*, *Talent J. A.*, Early Devonian brachiopod zoogeography, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., **119**, 106, 1969.
53. *Boucot A. J.*, *Gauri K. L.*, *Southard J.*, Silurian and Lower Devonian brachiopods, structure and stratigraphy of the Green Pond Outlier in south eastern New York, Palaeontographica, 135 (A), 59, 1970.
54. *Boucot A. J.*, *Brookins D.*, *Forbes W.*, *Guidotti C. V.*, Staurolite Zone Caradoc (Middle—Late Ordovician) Age, Old World Province brachiopods from Penobscot Bay, Maine, Bull. Geol. Soc. Am., 83, 1953—1960, 1972.
55. *Boucot A. J.*, *Dewey J. F.*, *Dineley D. L.*, *Fyson W. K.*, *Hickox C. F.*, *McKerrow W. S.*, *Ziegler A. M.*, Geology of the Arisaig area, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., 139, 1973.
56. *Boucot A. J.*, *Gray J.*, *Lee N. H.*, *Rohr D. M.*, *Smith R. E.*, Determining the lower depth limits of planktic fossils, 1974.
57. *Bourque P. A.*, Commentaires et illustration de la faune, 89, 1972.
58. *Bowen P. Z.*, Brachiopoda of the Keyser Limestone (Silurian — Devonian) of Maryland and adjacent areas, Geol. Soc. Am., **102**, 103, 1967.
59. *Branisa L.*, Los Fosiles Guias de Bolivia, Serv. Geol. Bolivia, 282, 1965.
60. *Bretsky P. W.*, *Jr.*, Evolution of Paleozoic benthic marine invertebrate communities, Palaeogeogr. Palaeclimatol., 6, 45—59, 1969.
61. *Bretsky P. W.*, Upper Ordovician ecology of the central Appalachians, Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ., Bull., 34, 150, 1970.

62. *Bretsky P. W.*, Evolutionary patterns in the Paleozoic bivalvia, documentation and some theoretical considerations, Bull. Geol. Soc. Am., **83**, 1—11, 1973.
63. *Bretsky P. W.*, *Lorenz D. M.*, Adaptive response to environmental stability, a unifying concept in paleoecology, Proc. N. Am. Paleont. Conv., F., 522—550, 1970.
64. *Brunton C. H.*, *Cocks L. R. M.*, *Dance S. P.*, Brachiopods in the Linnaean Collection, Proc. Linn. Soc. Lond., **178**, 161—183, 1967.
65. *Buzas M. A.*, Patterns of species diversity and their explanations, Taxon, **21**, 275—286, 1972.
66. Calef C. F., Diversity and density of brachiopods across the Shelf in Upper Silurian (Lundlow) times, Geol. Soc. Am., Ann., Meet., Abstr., 465, 1972.
67. *Calver M. A.*, Distribution of Westphalian marine faunas in northern England and adjoining areas, Proc. Yorksh. Geol. Soc., **37**, 1—72, 1968a.
68. *Calver M. A.*, Coal Measures invertebrate faunas, In *Murchison D.*, *Westoll T. S.*, eds., Coal and Coal-Bearing Strata, Elsevier, Amsterdam, 147—177, 1968a.
69. *Carls P.*, Die Conodonten des tieferen Unter-Devons der Guadarrama (Mittel-Spanien) und die Stellung des Grenzbereiches Lochkovium/Pragium nach der rheinischen Gliederung, Senckenb. Lethaea, **50**, 4, 303—355, 1969.
70. *Carls P.*, *Baturria* n. g. Carls, Proschizophoriinea (Brachiopods) aus hohem Silur und tiefem Devon S. Aragons (Spanien), Senckenb. Lethaea, 1973.
71. *Carrington T. J.*, Meta-Paleozoic rocks, Chilton County, Alabama (Guide to Alabama geology), Geol. Soc. Am., Ann. Meet., 21st, Guidebook Field Trips, 1—29, 1972a.
72. *Carrington T. J.*, Occurrence of fossil spores in metasedimentary rocks of Early Devonian age, Chilton County, Alabama, Geoscience Man., **4**, 128—129, 1972b.
73. Carter J. L., Two new genera of lamellose spiriferacean brachiopods, J. Paleontol., 46, 729—734, 1972.
74. *Caster K. E.*, *Kjellesvig-Waering E. N.*, Upper Ordovician eurypterids of Ohio, Paleontogr. Am., *IV*, 301—358, 1964.
75. *Clarke J. M.*, The Devonian Mollusca of the State of Para, In The Paleozoic Faunas of Para, Brazil—Arch. Museu Nacl. Rio de Janeiro, **10**, 23—100, 1900.
76. *Clarke J. M.*, Fossiles Devonianos do Parana, Serv. Geol. Mineral. Brazil Mon., **1**, 353, 1913.
77. *Cloud P. E.*, Terebratuloid Brachiopoda of the Silurian and Devonian, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., **38**, 182, 1942.
78. *Cloud P. E.*, *Jr.*, *Dicaelosia* versus *Bilobites*, J. Paleontol., **22**, 373—374, 1948.
79. *Cloud P. E.*, *Jr.*, Environment of calcium carbonate deposition west of Andros Island, Bahamas, U. S. Geol. Surv., Prof. Pap., **350** 138, 1962.
80. *Cloud P. E.*, *Jr.*, *Barnes V. E.*, The Ellenburger Group of central Texas, Univ. Texas, Austin, Texas, 473, 1948.
81. *Cocks L. R. M.*, The origin of the Silurian *Clarkeia* fauna of South America, and its extension to West Africa, Palaeontology, **15**, 623—630, 1972.
82. *Compte P.*, Brachiopodes devoniens des gisements de Ferrones (Asturies) et de Sabero (Leon), Ann. Paleontol., **27**, 6—88, 1938.
83. *Cooper G. A.*, *Phelan T.*, *Stringocephalus* in the Devonian of Indiana, Smithsonian Misc. Coll., 151, 1—20, 1966.
84. *Copper P.*, Adaptions and life habits of Devonian atrypid brachiopods, Paleogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **3**, 363—379, 1967.
85. *Cordoba D. A.*, Map of the Geology of Apizolaya Quadrangle (east half), Northern Zacatecas, Mexico, Thesis, Univ. of Texas, Austin, 1964.
86. *Cowen R.*, *Gertman R.*, *Wiggett G.*, Camouflage pattern in *Nautilus*, and their implications for cephalopod paleobiology, Lethaia, **6**, 201—213, 1973.
87. *Craig G. Y.*, Size frequency distributions of living and dead populations of pelecypods from Bimini, Bahamas, B. W. I., J. Geol., 75, 34—35, 1967.
88. *Deffeyes K. S.*, *Lucia F. J.*, *Weyl P. K.*, Dolomitization of Recent and Plio-Pleistocene sediments by marine evaporite waters on Bonaire, Netherlands Antilles, In Dolomitization and Limestone Diagesnes — Soc. Econ. Petrol. Mineral., Spec. Pap., **13**, 71—88, 1965.
89. *Dobzhansky T.*, Genetics and the Evolutionary Process, Columbia University Press, 505, 1970.
90. *Edwards D.*, Devonian floras, In *A. Hallam*, ed., Atlas of Palaeobiogeography, Elsevier, Amsterdam, 105—116, 1973.
91. *Ehlers G. M.*, *Kesling R. V.*, Devonian strata of Alpena and Presque Isle counties, Michigan, Guidebook Field Trips, Geol. Soc. Am., North-Central Sect., 130, 1970.
92. *Ekdale A. A.*, Relation of investebrate death assemblages to living benthic communities in Recent carbonate sediments along eastern Yucatan coast, Bull. Am. Assoc. Petroleum Geologists , 57, 4, 777, 1973.
93. *Eldredge N.*, *Gould S. J.*, Punctuated equilibria, an alternative to phyletic gradualism, In Models in Paleontology, Freeman, Cooper, New York, N. Y., 82—115, 1972.
94. *Fischer A. G.*, Latitudinal variations in organic diversity, Evolution, **14**, 50—73, 1960.

95. *Fisher R. A., Corbett A. S., Williams C. B.*, The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, J. Animal. Ecol., **12**, 42—58, 1943.
96. *Fisher W. L., Rodda P. U.*, Stratigraphy and genesis of dolomite, Edwards Formation (Lower Cretaceous) of Texas, Proc. 3rd Forum Geol. Ind. Minerals, Spec. Distr. Publ., **34**, State Geol. Surv. Kansas, 52—75, 1967.
97. *Font-Altaba M., Closas J.*, A bauxite deposit in the Paleozoic of Leon Spain, Econ. Geol., 55, 1285—1290, 1960.
98. *Forney G., Boucot A. J.*, Silurian-Early Devonian gastropod biogeography, 1973.
99. *Friedman G. M., Sanders J. E.*, Origin and occurrence of dolostones, In *G. V. Chilingar, Bissell H. J., Fairbridge R. W.*, Eds., Carbonate Rocks (Developments in Sedimentology), 9A, Elsevier, Amsterdam, 267—348, 1967.
100. *Friend P. F., House M. R.*, The Devonian Period, In *Harland W. B.*, Ed., The Phanerozoic Time Scale — Q. J. Geol. Lond., 120, 233—236, 1964.
101. *Fuchs G.*, Faunengemeinschaften und Fazieszonen im Unterdevon der Osteifel als Schüssel zur Paläogeographie, Notizbl. Hess. Landesamt Bodenforsch., **99**, 78—105, 1971.
102. *Fullagar P.D., Bottino M.L.*, Rb-Sr whole-rock ages of Silurian-Devonian volcanics from eastern Maine, Maine Geol. Surv. Bull., **23**, 49—52, 1970.
103. *Garbielse H.*, McDame map-area, Cassiar District, British Columbia, Geol. Surv. Can., Mem., 319, 138, 1963.
104. *Garrels R. M., Mackenzie R. T.*, Evolution of Sedimentary Rocks, Norton, 397, 1971.
105. *Gibson T. G., Buzas M. A.*, Species diversity, patterns in modern and Miocene Foraminifera of the eastern margin of North America, Bull. Geol. Soc. Am., **84**, 217—238, 1973.
106. *Gill E. D.*, Application of recent hypotheses to changes of sea level in Bass Strait, Australia, R. Soc. Vict. Bass Strait Symp., 85, 117—124, 1973.
107. *Gooch J. L., Schopf T. J. M.*, Variability in the deep sea, relation to environmental variability, Evolution, **26**, 545—552, 1973.
108. *Gray J., Boucot A. J.*, Inverse acritarch-chitinozoan-scolecodont and trilete spore abundance relationships, a shoreline finding guide for the Silurian, Geol. Soc. Am., Abstr. Annual Meet., Cordilleran Sect., 127—128, 1971.
109. *Gray J., Boucot A. J.*, Palynological evidence bearing on the Ordovician Silurian paraconformity in Ohio, Geol. Soc. Am., Bull., **83**, 1299—1314, 1972.
110. *Gray J., Boucot A. J.*, Stratigraphy and paleoecology of pre-Devonian «land» and «land vascular» plant remains, 1973.
111. *Greiner H.*, Ordovician-Silurian stratigraphy and contact relations in northern New Brunswick, Geol. Soc. Am., Abstr. Program NE Sect. 8th Meet., 170, 1973.
112. *Hallam A.*, Diversity and density characteristics of Pliensbachian-Toarcian molluscan and brachiopod faunas of the North Atlantic margins, Lethaia, **5**, 389—412, 1972.
113. *Hallam A.*, Atlas of Palaeobiogeography, Elsevier, Amsterdam, 531, 1973.
114. *Hamada T.*, Early Devonian brachiopods from the Lesser Khingan District of northeast China, Paleontol. Soc. Japan, Spec. Pap., 15, 98, 1971.
115. *Harder E. C.*, Stratigraphy and origin of bauxite deposits, Bull. Geol. Soc. Am., **60**, 887—908, 1949.
116. *Harland W. B., Ed.*, The Phanerozoic time scale, Q. J. Geol. Soc. Lond., 120, 458, 1964.
117. *Harper C. W., Boucot A. J., Johnson J. G.*, Evolution of the Strepheodontidae, 1973.
118. *Harris L. D.*, Dolomitization model for Upper Cambrian and Lower Ordovician carbonate rocks in the eastern United States, J. Res. U. S. Geol. Surv., **1**, 63—78, 1973.
119. *Hedgpeth J. W.*, Classification of marine environments, Geol. Soc. Am., Mem., 67 (1), 17-27, 1957.
120. *Hessler R. R., Sanders H. L.*, Faunal diversity in the deep sea, Deep-Sea Res., **14**, 65—78, 1967.
121. *Holland C. H.*, Silurian faunal provinces? In *Middlemiss F. A., Rawson P. F., Newall G.*, Ed., Faunal Provinces in Space and Time — Geol. J., Spec. Issue, **4**, 61—76, 1971.
122. *House M. R.*, Devonian faunal distributions, In *Middlemiss F. A., Rawson P. F., Newall G.*, Ed., Faunal Provinces in Space and Time — Geol. J., Spec. Issue, **4**, 77—94, 1971.
123. *Hsu K. J., Siegenthaler C.*, Preliminary experiments on hydrodynamic movement induced by evaporation and their bearing on the dolomite problem, Sedimentology, **12**, 11—25, 1969.
124. *Hume C. S.*, The Lower Mackenzie River area, Northwest Territories and Yukon, Geol. Surv. Can., Mem., 273, 118, 1954.
125. *Hutt J. E., Berry W. B. N., Rickards R. B.*, Some major elements in the evolution of Silurian and Devonian graptoloids, Proc. 24th. Int. Geol. Congr., Sect. 7, Paleontol., 163—173, 1972.
126. *Ingels J. C.*, Geometry, paleontology, and petrography of Thornton Reef Complex, Silurian of northeastern Illinois, Bull. Am. Assoc. Petroleum Geologists, **47**, 405—440, 1963.
127. *Isaacson P. E.*, First Suth American occurrence of *Globithyris*, its ecological and age significance in the Malvinokaffric realm, Paleo. 48, 778—784, 1974.

128. *Isaacson P. E.*, A Devonian marine and non-marine clastic wedge in the Central Andes, implications for a western land source, 1973.
129. *Jackson J. B. C.*, The ecology of the molluscs of *Thalassia* communities, Jamaica, Wost Indies, 2. Molluscan population variability along an environmental stress gradient, Mar. Biol., **14**, 304—337, 1972.
130. *Johnson J., G.*, Great Basin Lower Devonian brachiopods, Geol. Soc. Am. Mem., **121**, 421, 1970a.
131. *Johnson J. G.*, Taghanic onlap and the end of North American Devonian provinciality, Bull. Geol. Soc. Am., **81**, 2077—2106, 1970b.
132. *Johnson J. G.*, Early Middle Devonian Brachiopods from Central Nevada, J. Paleontol., 44, 252—264, 1970c.
133. *Johnson J. G.*, A quantitative approach to faunal province analysis, Am. J. Sci., **270**, 257—280, 1971a.
134. *Johnson J. G.*, Lower Givetian brachiopods from Central Nevada, J. Paleontol., 45, 301—326, 1971b.
135. *Johnson J. G., Boucot A. J.*, Devonian brachiopod zoogeography, In *A. Hallam*, ed., Atlas of Palaeobiogeography, Elsevier, Amsterdam, 89—96, 1973.
136. *Johnson J. G., Flory R. A.*, A Rasenriff fauna from the middle Devonian of Nevada, J. Paleontol., 46, 892—899, 1972.
137. *Johnson J. G., Murphy M. A., Boucot A. J.*, Lower Devonian faunal succession in central Nevada, Int. Symp. Devon. System, Alberta Soc. Petrologists Geologists, **2**, 679—691, 1968.
138. *Kaljo D.*, Facies control of the faunal distribution in the Silurian of the Eastern Baltic Region, Int. Geol. Congr., 24th, Sect. 7, Paleontol., 544—548, 1972.
139. *Каплун Л. И.*, Брахиоподы нижнего девона северного Прибалхашья, в кн. «Материалы по геологии и полезным ископаемым Казахстана,» вып. 1 (26), 64—114, 1961.
140. *Kauffman E. G.*, Population systematics, radiometrics and zonation — a new biostratigraphy, Proc. North Am. Paleontol. Conv., F., 612—666, 1970.
141. *Kauffman E. G.*, Evolutionary rates and patterns of North American Cretaceous mollusca, Proc. 24th Int. Geol. Congr. Sect. 7, Paleontol., 174—189, 1972.
142. *Kauffman E. G.*, Cretaceous bivalvia, In *A. Hallam*, ed., Atlas of Paleobiogeography, Elsevier, Amsterdam, 353—384, 1973.
143. *Keen M. C.*, Evolutionary patterns of Tertiary ostracods and their use in defining stage and epoch boundaries in western Europe, Int. Geol. Congr., 24th, Sect. 7, Paleontol., 190—197, 1972.
144. *Kegel W.*, Contribuicao para o estudo do Devoniano da Bacia do Parnaiba, Div. Geol., Mineral., Serv. Graf. Inst. Brasil. Geogr. Estatistica, Bol. 141, 48, 1953.
145. *Keller G. R., Cebull S. E.*, Plate tectonics and the Ouachita System in Texas,Oklahoma, and Arkansas, Bull. Geol. Soc. Am., 83, 1659—1666, 1973.
146. *Khudoley K. M., Meyerhoff A. A.*, Paleogeography and geologic history of Greater Antilles, Geol. Soc. Am., Mem., 129, 199, 1972.
147. *Kjellesvig-Waering E. N.*, The genera, species and subspecies of the Family Eurypteridae, Burmeister, 1845, J. Paleontol., **32**, 1107—1148, 1958.
148. *Kjellesvig-Waering E. N.*, The Silurian Eurypterida of the Welsh borderland, J. Paleontol., 35 (2), 789—835, 1961.
149. *Kjellesvig-Waering E. N.*, A new Silurian *Slimonia* (Eurypterida) from Bolivia, J. Paleontol., **47**, 549—550, 1973.
150. *Klein G. de V.*, Sedimentary model for determining paleotidal range, reply, Bull. Geol. Soc. Am., **83**, 539—546, 1972.
151. *Kohn A. J.*, The ecology of *Conus* in Hawaii, Ecol. Monogr., **29**, 47—90, 1959.
152. *Kummel B.*, Lower Triassic (Scythian) molluscs, In *A. Hallam*, ed., Atlas of Palaeobiogeography, Elsevier, Amsterdam, 225—234, 1973.
153. *Ladd H. S., Tracey J. I., Jr., Gross G. M.*, Deep drilling on Midway atoll, U. S. Geol. Surv., Prof. Pap., 680-A, A1-A22, 1970.
154. *Lanphere M. A.*, Age of primary metamorphism of the Abrams mica schist, Klamath Mountains, California, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., 101, 118, 1967.
155. *Laporte L. F.*, Algae of the Manlius Limestone, In Stratigraphy, Facias Changes and Paleoecology of the Lower Devonian Helderberg Limestone and the Middle Devonian Onondaga Limestones — Geol. Soc. Am., Guidebook, Field Trip, 1, 9, 1963.
156. *Lecompte M.*, Les récifs paléoziques en Belgique, Geol. Rundsch., **47**, 384—401, 1958.
157. *Lecompte M.*, Facies marine et stratigraphie dans le Dévonien de la Belgique, Ann. Soc. Géol. Belg., **85**, B17—B57, 1961.
158. *Lecompte M.*, Le Devonien de la Belgique et le nord de la France, Int. Symp. Devon. Syst., Alberta Soc. Petrol. Geol., **1**, 15—52, 1968.
159. *Lesperance P. J., Bourque P. A.*, The Synphoriinae, an evolutionary pattern of Lower and Middle Devonian trilobites, J. Paleontol., **45**, 182—208, 1971.
160. *Lever J.*, Quantitative beach research, 1, The left — right phenomenon, sorting of lamellibranch valves on sandy beaches, Basteria, **22**, 21—51, 1958.
161. *Levinton J. S.*, Genetic polymorphism and environmental heterogeneity, some paleontological possibilities, Abstr. Annual Meet. Geol. Soc. Am., 577—578, 1972.

162. *Levinton J.*, Genetic variation in a gradient of environmental variability, marine bivalvia, Mollusca, Science, **180**, 4081, 75—76, 1973.
163. *Lochman-Balk C.*, The Cambrian of the craton of the United States, In Cambrian of the World, 1, Wiley-Interscience, New York, N. Y., 79—167, 1971.
164. *Lowenstam H. A.*, Niagaran reefs of the Great Lakes area, J. Geol., **58**, 430—487, 1950.
165. *Ludvigsen R.*, Late Early Devonian dacryoconarid tentaculites, northern Yukon Territory, Can. J. Earth Sci., **9**, 297—318, 1972.
166. *MacArthur R. H.*, *Wilson E. O.*, An equilibrium theory of insular zoogeography, Evolution, **17**, 373—387, 1963.
167. *Максимова З. А. и др.*, Нижний девон Тихоокеанской палеобиогеографической области на территории СССР, Советская геология, № 3, 27—43, 1972.
168. *Mamet B. L.*, De l'emploi des Foraminifères pour une zonation du Carbonifère inférieur en Europe Occidentale, Int. Kongr. Stratigr. Geol. Carbon, 7, Krefeld, Zusammenfass. Vortäge Veröffentl., 108, 1971.
169. *Manten A. A.*, Silurian Reefs of Gontland (Developments in Sedimentology,13), Elsevier, Amsterdam, 539, 1971.
170. *Margalef R.*, On certain unifying principles in ecology, Am. Naturalist, 97, 357—374, 1963.
171. *Martin-Kaye P.*, Sorting of lamellibranch valves on beaches in Trinidad, Geol. Mag., 88, 432—434, 1951.
172. *Massa D.*, *Jaeger H.*, Données stratigraphiques sur le Silurien de l'ouest de la Libye, Proc. Brest Ordovician-Silurian Symp., 313—321, 1971.
173. *Mayr E.*, Animal Species and Evolution, Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 797, 1963.
174. *Mayr E.*, Numerical phenetics and taxonomic theory, Syst. Zool., **14**, 73—97, 1965.
175. *Mayr E.*, Populations, Species, and Evolution, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 453, 1970.
176. *McBride E. F.*, A Guidebook to the Stratigraphy, Sedimentary Structures and Origin of the Flysch and Pre-Flysch Rocks of the Marahton Basin, Texas, Dallas Geol. Soc., Dallas, Texas, 104, 1969.
177. *McDougall I.*, *Compston W.*, *Bofinger V. M.*, Isotopic age determinations on Upper Devonian rocks from Victoria, Australia, a revised estimate for the age of the Devonian-Carboniferous boundary, Bull. Geol. Soc. Am., **77**, 1075—1088, 1966.
178. *McGregor D. C.*, *Sanford B. V.*, *Norris A. W.*, Palynology and correlation of Devonian formations in the Moose River basin, northern Ontario, Geol. Assoc. Can., Proc., **22**, 45—54, 1970.
179. *McKerrow W. S.*, *Ziegler A. M.*, Paleozoic oceans, Nature Phys. Sci, **240**, 92—94, 1972.
180. *McLaren D. J.*, Presidential address, time, life and boundaries, J. Paleontol., **44**, 801—815, 1970.
181. *McLaughlin R. E.*, Palynology of core samples of Paleozoic sediments from beneath the coastal plain of Early County, Georgia, Inf. Circ., 40, 27, 1970.
182. *Meyerhoff A. A.*, Continental drift, implications of paleomagnetic studies, meteorology, physical oceanography, and climatology, J. Geol., **78**, 1—51, 1970a.
183. *Meyerhoff A. A.*, Continental drift, 2, high-latitude evaporite deposits and geologic history of Arctic and North Oceans, J. Geol., **78**, 406—444, 1970b.
184. *Modzalevskaya E. A.*, Biostratigraphic subdivision of the Devonian in the Far ast and Transbaikal region, USSR, Proc. Int. Symp. Devon. System, Calgarly, 1967, 1, 543—556, 1968.
185. *Модзалевская Е. А.*, Полевой атлас силурийской, девонской и раннекаменноугольной фауны Дальнего Востока, Геология СССР, ВСЕГЕИ, Дальневосточное геологическое управление, 327, 1969.
186. *Morales P. A.*, A contribution to the knowledge of the Devonian faunas of Colombia, Bol. Geol., Univ. Ind. Santander, 19, 51—111, 1965.
187. *Murray J. W.*, Living foraminifers of lagoons and estuaries, Micropaleontology, **14**, 435—455, 1968.
188. *Neuman R. B.*, Brachiopods of Early Ordovician volcanic islands, Proc. 24th Int. Geol. Congr., Sect. 7, Paleontol., 297—302, 1972.
189. *Newell N. D.*, Catastrophism and the fossil record, Evolution, **10**, 97—101, 1956.
190. *Newell N. D.*, Revolutions in the history of life, In *C. C. Albritton Jr.*, Ed., Uniformity and Simplicity — A Symposium on the Principle of the Uniformity of Nature, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., 89, 63—91, 1967.
191. *Newell N. D.*, An outline history of tropical organic reefs, Am. Mus. Novitates, 2465, 37, 1971.
192. *Nicoll R. S.*, *Rexroad C. B.*, Stratigraphy and conodont paleontology of the Salamonie Dolomite and Lee Creek Member of the Brassfield Limestone (Silurian) in southeastern Indiana and adjacen Kentucky, Bull. Indiana Geol. Surv., 40, 1—73, 1968.
193. *Никифорова О. И.*, *Сапельников В. П.*, Новые раннесилурийские virgianidae, (брахиоподы), Палеонтол. журнал, 47—56, 1971.

194. *Noble J. P. A., Ferguson R. D.*, Facies and faunal relations at edge of early mid-Devonian carbonate shelf, south Nahanni River area, N. W. T., Bull. Can. Petrol. Geol., **19**, 570—588, 1971.
195. *Norris A. W., Uyeno T. T.*, Stratigraphy and Conodont faunas of Devonian Outcrop Belts, Manitoba, Geol. Assoc. Can., Spec. Pap., 9, 209—223, 1971.
196. *Oehlert D. P.*, Sur le Devonien des environs d'Angers, Bull. Soc. Géol. Fr., Sér., **3**, 17, 742-791, 1889.
197. *Oehlert D. P., Davoust A.*, Sur le Devonien du department de la Sarthe, Bull. Soc. Géol. Fr., Ser. 3, **7**, 697—717, 1879.
198. *Oliver W. A., Jr.*, Succession of rugose coral faunas in the Lower and Middle Devonian of eastern North America, Int. Symp. Devon. System, Calgary, Alta, Soc. Petrol. Geol., **2**, 733—744, 1968.
199. *Oliver W. A., Jr.*, Devonian Coral Endemism in Eastern North America and its Bearing on Paleogeography (Special Papers in Palaeontology, 12), Paleontol. Assoc., 318—319, 1973a.
200. *Oliver W. A., Jr.*, Endemism and evolution of Late Silurian to Middle Devonian rugose corals in eastern North America, 1973*b*.
201. *Ormiston A. R.*, Lower Devonian trilobites of Hercynian type from the Turkey Creek Inlier, Marshall County, south-central Oklahoma, J. Paleontol., **42**, 1186—1199, 1968.
202. *Ormiston A. R.*, Lower and Middle Devonian trilobite zoomeography in northern North America, Int. Geol. Congr., 24th, Sect. 7, Paleontol., 594—604, 1972.
203. *Paine R. T.*, A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rock-intertidal habitat, Ecology, 52, 1096—1106, 1971.
204. *Palmer A. R.*, Bionere — a new kind of stratigraphic unit, J. Paleontol., 39, 149—152, 1965.
205. *Palmer A. R.*, Problems of Cambrian biogeography, Int. Geol. Congr., 24th, Sect. 7, Paleontol., 310—315, 1972.
206. *Palmer A. R.*, Cambrian trilobites, In *A. Hallam*, ed., Atlas of Paleobiogeography, Elsevier, Amsterdam, 3—12, 1973.
207. *Pantoja-Alor J., Robison R. A.*, Paleozoic sedimentary rocks in Oaxaca, Mexico, Science, **57**, 1033—1035, 1967.
208. *Pitrat C.*, Spiriferidina, In *R. C. Moore*, ed., Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, H667—H728, 1965.
209. *Plumstead E. P.*, Three-thousand million years of plant life in Africa, Geol. Soc. S. Afr., 72, 1969.
210. *Poole F. G., Hayes P. T.*, Depositional framework of some Paleozoic strata in northwest Mexico and southwestern United States, Ann. Meet Geol. Soc. Am., 67th, Cordill. Sect., Abstr., 3, 2, 179, 1971.
211. *Potter A. W., Boucot A. J.*, Ashgillian, Late Ordovician brachiopods from the eastern Klamath Mountains, California, Geol. Soc. Am., Abstr. Progr., 3/2, 180—181, 1971.
212. *Raup D. M., Stanley S. M.*, Principles of Paleontology, Freeman, New York, N. Y., 388, 1971.
213. *Rickard L. V.*, The Helderberg Group, In Stratigraphy, Facies Changes and Paleoecology of the Lower Devonian Helderberg Limestones and the Middle Devonian Onondaga Limestones — Geol. Soc. Am., Guidebook, Field Trip., **1**, 1—8, 1963.
214. *Robison R. A.*, Mode of life of agnostid tribolites, Int. Geol. Congr., 24th, Sect. 7, Paleontol., 33—40, 1972.
215. *Rowe G. T.*, Benthic biomass and surface productivity, In *J. D. Costlow, Jr.*, Ed., Fertility of the Sea, Gordon and Breach, 441—454, 1971.
216. *Rubel M.*, On the distribution of brachiopods in the lowermost Llandovery of Estonia, Eesti NVS Treaduste Akad. Toimetised, 19, Keemia, Geol., 69—79, 1970.
217. *Sanders H. L.*, Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis, In Diversity and Stability in Ecological Systems, Biol. Dept., Brookhaven, Natl. Lab., Brookhaven, 71—81, 1969.
218. *Sanders H. L., Hessler R. R.*, Ecology of the deep-sea benthos, Science, **163**, 1419—1424, 1969.
219. *Savage N. M.*, *Australirhynchia*, a new rhynchonellid brachiopod from the Lower Devonian of New South Wales, Paleaontology, **11**, 731—735, 1968.
220. *Savage N. M.*, New spiriferid brachiopods from the Lower Devonian of New South Wales, Palaeontology, **12**, 472—487, 1969.
221. *Savage N. M.*, New atrypid brachiopod from the Lower Devonian of New South Wales, J. Paleontol., **44**, 4, 655—668, 1970.
222. *Savage N. M.*, Brachiopods from the Lower Devonian Mandagery Park Formation, New South Wales, Palaeontology, **14**, 387—427, 1971.
223. *Scott G.*, Paleoecological factors controlling the distribution and mode of life of Cretaceous ammonoids in the Texas area, J. Paleontol., **14**, 299—323, 1940.
224. *Scupin H.*, Die Spiriferen Deutschlands, Paläontol. Abh., N. F., 4, 1—140, 1900.
225. *Seddon G., Sweet W. C.*, An ecologic model for conodonts, J. Paleontol., 45, 869—880, 1971.
226. *Seilacher A.*, Bathymetry of trace fossils, Mar. Geol., **5**, 413—428, 1967.

227. *Shaw A. B.*, Time in Stratigraphy, McGraw-Hill, New York, N. Y., 364, 1964.
228. *Sheehan P. M.*, The relation of Late Ordovician glaciation to the Ordovician-Silurian changeover in North American brachiopod faunas, Lethaia, 6, 147—154, 1973.
229. *Sheehan P. M.*, Brachiopods from the Jerrestad Mudstone (Early Ashgillian, Ordovician) from a boring in southern Sweden, Geol. Palaeontol., 7, 59—76, 1973b.
230. *Simpson G. G.*, The Major Features of Evolution, Columbia Univ. Press, 434, 1953.
231. *Smith D. W. G.*, *Baadsgaard H.*, *Folinsbee R. E.*, *Lipson J.*, K/Ar age of Lower Devonian bentonites of Gaspe, Quebec, Bull. Geol. Soc. Am., **72**, 171—174, 1961.
232. *Smith R.*, Taxonomy and Ecology of Atrypella spp. amd the Atrypella Community, M. S. thesis, Oregon State Univ., 1972.
233. *Solle G.*, Neue Ergebnisse paläontologischer Arbeitstechnik, Paläontol. Z., **26**, 255—264, 1952.
234. *Sougy J.*, *Lecorche J. P.*, Sur le nature glacière de la base de la série de Garat el Hammoueid (Zemmour, Mauritanie septentroinale), Compt. Rend. Acad. Sci., **256**, 4471—4474, 1963.
235. *Speden I. G.*, Paleoecology and the study of fossil benthic assemblages and communities, N. Z. J. Geol. Geophys., 9, 408—423, 1966.
236. *Stanton R. J.*, *Evans I.*, Community structure and sampling requirements in paleoecology, J. Paleontol., 46, 845—858, 1972.
237. *Stehli F. G.*, *Wells J. W.*, Diversity and age patterns in hermatypic corals, Syst. Zool., **20**, 115—126, 1971.
238. *Stehli F. G.*, *Douglas R. C.*, *Newell N. D.*, Generation and maintenance of gradients in taxonomic diversity, Science, **164**, 947—949, 1969.
239. *Struve W.*, Das Korallen-Meer der Eifel vor 300 Millionen Jahren — Funde, Deutungen, Probleme, Natur. Museum, 93, 237—276, 1963.
240. *Summerson C. H.*, Evidence of weathering at the Silurian — Devonian contact in central Ohio, J. Sediment. Petrol., 29, 425—429, 1959.
241. *Talent J. A.*, *Campbell K. S. W.*, *Davoren P. J.*, *Pickett J. W.*, *Telford P. G.*, Provincialism and Australian Early Devonian faunas, J. Geol. Soc. Austr., 19, 81—97, 1972.
242. *Thorsteinsson R.*, Geology of the arctic Archipelago, In R. J. *W. Douglas*, ed., Geology and Economic Minerals of Canada, Geol. Surv. Can., Econ. Geol. Rep., **1**, 547—590, 1968.
243. *Trettin H.*, Middle Ordovician to Middle Silurian carbonate cycle, Brodeur Peninsula, northwestern Baffin Island, Can. Petrol. Geol. Bull., **13**, 155—180, 1965.
244. *Trettin H. P.*, Preliminary notes on Lower Paleozoic geology, Foxe Basin, northeastern Melville Peninsula, and parts of northern and central Baffin Island, Geol. Surv. Can. (Open File Rep.), 151, 1971.
245. *Urey H. C.*, Cometary collisions and Geological Periods, Nature, **242**, March 2, 32—33, 1973.
246. *Valentine J. W.*, The influence of climatic fluctuations on species diversity within the Tethyan Provincial System, Syst. Assoc. Publ., **7**, 153—166, 1967.
247. *Valentine J. W.*, Climatic regulation of species diversification and extinction, Bull. Geol. Soc. Am., 79, 273—276, 1968.
248. *Valentine J. W.*, Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time, Palaeontology, **12**, 684—709, 1969.
249. *Valentine J. W.*, Resource supply and species diversity patterns, Lethaea, 4, 51—61, 1971a.
250. *Valentine J. W.*, Plate tectonics and shallow-marine diversity and endemism, an actualistic model, Syst. Zool., **20**, 253—264, 1971b.
251. *Valentine J. W.*, *Ayala F. J.*, *Zumwalt G. S.*, *Hedgecock D.*, Mass extinctions and genetic polymorphism in *Tridacna*, Abstr. Programs 1973, Cordilleran Sect., Geol. Soc. Am., 116—117, 1973.
252. *Vandercammen A.*, Spiriferidae du Devonien de la Belgique, Inst. R. Sci. Nat. Belg., Mém., **150**, 1—177, 1963.
253. *Verneuil P. E. P.*, *de* Appendix à la faune dévonienne du Bosphore, In Tchihatcheff, Asie Mineure — Paléontologie, 1866, 1869.
254. *Villemur J. R.*, *Drot J.*, Contribution à la faune devonienne du Bassin de Taoudeni, Bull. Soc. Géol. Fr., Sér. 6, 7, 1077—1082, 1957.
255. *Von Arx W. S.*, An Introduction to Physical Oceanography, Addison-Wesley, New York, N. Y., 422, 1962.
256. *Wallace P.*, Population and paleo-environments in the Devonian of the Cantabrian Cordillera, north Spain, Int. Geol. Congr., 24th, Sect. 7, Paleontol., 121—129, 1972.
257. *Warme J. E.*, Live and dead molluscs in a coastal lagoon, J. Paleontol., **43**, 141—150, 1969.
258. *Watkins R.*, Carboniferous faunal association and stratigraphy, Shasta County, northern California, Bull. Am. Assoc. Petroleum Geologists, **57**, 1743—1764, 1973.
259. *Watkins R.*, *Boucot A. J.*, Evolution of Silurian brachiopod communities along the southeastern coast of Acadia, 1973.
260. *Watkins R.*, *Berry W. B. N.*, *Boucot A. J.*, Why «Communities»? Geology, **1**, 55—58, 1973.

261. *Weisbord N. W.*, Venezuelan Devonian fossils, Bull. Am. Paleontol., **11**, 34, 1926.
262. *Wetherill G. W.*, Geochronology of North America, Nat. Acad. Sci. Nat. Res. Council, Pibl., 1276, 315, 1965.
263. *Whittaker R. H.*, Evolution and measurement of species diversity, Taxon, 21 (2/3), 213—251, 1972.
264. *Williams A.*, Evolutionary rates of brachiopods, Geol. Mag., 94, 201—211, 1957.
265. *Wilson J. L.*, Late Cambrian and Early Ordovician trilobites from the Marathon Uplift, Texas, J. Paleontol., **28**, 249—285, 1954.
266. *Winter J.*, Brachiopoden-Morphologie und Biotop — ein Vergleich quantitativer Brachiopoden-Spektren aus Ahrdorf-Schichten (Eifelium) der Eifel, N. Jb. Geol. Paläontol., Monatsh., **2**, 102—132, 1971.
267. *Winterer E. L.*, *Murphy M. A.*, Silurian reef complex and associated facies, central Nevada, J. Geol., 68, 117—139, 1960.
268. *Wolfart R.*, *Voges A.*, Beiträge zur Kenntnis des Devons von Bolivien, Beih. Geol. Jb., **74**, 241, 1968.
269. *Zenger D. H.*, Significance of supratidal dolomitization in the Geologie Record, Bull. Geol. Soc. Am., **83**, 1—12, 1972.
270. *Ziegler A. M.*, Silurian marine communities and their environmental significance, Nature, **207**, 270—272, 1965.
271. *Ziegler A. M.*, *Boucot A. J.*, *Sheldon B. R.*, Silurian pentameroid brachiopods preserved in position of growth, J. Paleontol., **40**, 1032—1036, 1966.
272. *Ziegler A. M.*, *Cocks L. R. M.*, *Bambach R. K.*, The composition and structure of Lower Silurian marine communities, Lethaia, 1, 1—27, 1968.

Дополнительный список литературы

273. *Alberstadt L. P.*, *Walker K. R.*, Stages of ecological succession in Lower Paleozoic reefs of North America, Geol. Soc. Am., Abstr. Programs, 5, 7, 530—532, 1973.
274. *Anderson E. J.*, *Makurath J. H.*, Paleoecology of Appalachian gypidulid brachiopods, Paleontology, **16**, 381—390, 1973.
275. *Arkhangelsky A. D.*, Bauxite deposits confined to the Paleozoic, Trans. All-Union Sci. Res. Inst. Econ. Mineral., 112, 2, 115, 1937.
276. *Arnold S. J.*, Species densities of predators and their prey, Am. Naturalist, **106**, 220—236, 1972.
277. *Ayala F. J.*, *Hedgecock D.*, *Zumwalt G. S.*, *Valentine J. W.*, Genetic variation in *Tridacna maximus*, an ecological analog of some unsuccessful evolutionary lineages, Evolution, **27**, 177—191, 1973.
278. *Bader R. G.*, The role of organic matter in determining the distribution of pelecypods in marine sediments, J. Mar. Res., **13**, 32—47, 1954.
279. *Barnes C. R.*, *Rexroad C. B.*, *Miller J. F.*, Lower Paleozoic conodont provincialism, Geol. Soc. Am., Spec. Pap., **141**, 157—190, 1973.
280. *Boss K. J.*, Critical estimate of the number of Recent Mollusca, Occas. Pap. Mollusks, 3, 81—135, 1971.
281. *Boucot A. J.*, *Glypterina*, new genus, the Ordovician Ptychopleurellid, two new occurrences, J. Paleontol., **47**, 136—137, 1973.
282. *Boucot A. J.*, Redefinition of *Australostrophia* (Brachiopoda, Devonian), J. Paleontol., 1974.
283. *Bowen J. M.*, Estraligrafia del pre-Cretaceo en la parte norte de la sierra de Perija, Bol. Geol., Min. Minas Hidrocarburos, Dir. Geol., Publ. Espec., 5, Mem. Cuarto Congresso Geol. Venez., **2**, 729—761, 1972.
284. *Bradley J.*, *Zoophycos* and *Umbellula* (Pennatulacea), their synthesis and indentity, Palaeogeogr., Palaeoclimatol. Palaeoecol., **13**, 103—128, 1973.
285. *Bramlette N. M.*, Massive extinctions in biota at the end of Mesozoic time, Science, **148**, 1696—1699, 1965.
286. *Brander K. W.*, *McLeod A. A. Q. R.*, *Humphreys W. F.*, Comparison of species diversity and ecology of reef-living invertebrates on Aldabra atoll and at Watamu, Kenay, In *D. R. Stoddart*, *Sir M. Yonge*, ed., Regional Variation in Indian Ocean Coral Reefs, Symp. Zool. Soc. Lond., **28**, 397—432, 1971.
287. *Brenchley P. J.*, *Pickerill R. K.*, Recognition of Caradoc Communities, Paleontol., Assoc. Circ., 73a, 1, 1973.
288. *Bretsky P. W.*, A reflection on genetics, extinction and the «Killer Clam», Geology, **1**, 157, 1973.
289. *Brodkorb P.*, Origin and evolution of birds, In *D. S. Farner*, *J. R. King*, *K. C. Parkers*, eds., Avian Biology, Academic Press London, 19—55, 1971.
290. *Coates A. G.*, Cretaceous Tethyan coral-rudist biogeography related to the evolution of the Atlantic ocean, In Organisms and Continents Through Time — Special Papers in Palaeontology, 12, Paleontol. Assoc., 169—174, 1973.

291. *Cohen J. E.*, A Markov contingency-table model for replicated Lotka-Volterra systems near equilibrium, Am. Naturalist, **104**, 547—560, 1970.
292. *Connell J. H.*, Territorial behavior and dispersion in some marine invertebrates, Rec. Popul. Ecol., 5, 87—101, 1963.
293. *Cummins W. A.*, Patterns of sedimentation in the Silurian rocks of Wales, In *A. Wood*, ed., The Precambrian and Lower Palaeozoic rocks of Wales, University of Wales Press, 219—238, 1969.
294. *Dayton P. K.*, Competition, disturbance, and community organization, the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community, Ecok. Monogr., **41**, 351—389, 1971.
295. *Dayton P. K.*, *Hessler R. R.*, Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea, Deep-Sea Res., **19**, 199—208, 1972.
296. *Дубатолов В. Н.*, Зоогеография девонских морей Евразии, Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР, **157**, 128, 1972.
297. *Dunbar M. J.*, The evolution of stability in marine environments, natural selection at the level of the ecosystem, Am. Naturalist, **94**, 129—136, 1960.
298. *Dunbar M. J.*, Ecological Development in Polar Regions — a Study in Evolution, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 119, 1968.
299. *Dunbar M. J.*, The ecosystem as unit of natural selection, In *Deevey E. S.*, Ed., Growth by Intussusception — Trans. Conn. Acad. Sci., **44**, 113—130, 1972.
300. *Elles G. L.*, Factors controlling graptolite succession and assemblages, Geol. Mag., **76**, 181—187, 1939.
301. *Freulon J. M.*, Etude géologique des séries primaires du Sahara Central, Publ. Centre Rech. Zones Arides, C. N. R. S., Sér. Geol., **3**, 198, 1964.
302. *Futuyma D. J.*, Community structure and stability in constant environments, Am. Naturalist, **107**, 443—446, 1973.
303. *Gibbs R. J.*, Geochemistry of the Amazon River system, Bull. Geol. Soc. Am., **78**, 1203—1231, 1967.
304. *Goldring W.*, The Champlain Sea, N. Y. State Museum Bull., 239/240, 153—194, 1932.
305. *Hecht A. D.*, *Agan B.*, Diversity and age relationships in Recent and Miocene bivalves, Syst. Zool., **21**, 308—312, 1972.
306. *Hessler R. R.*, The structure of deep benthic communities from central oceanic waters, In Biology of the Oceanic Pacific, Oregon State Univ. Press, 1974.
307. *Hughes N. F.*, Ed., Organisms and Continents Through Time — Special Papers in Palaeontology, 12, Paleontol. Assoc., 334, 1973.
308. *Hutchinson G. E.*, Concluding remarks, In Population Stadies, Animal Ecology and Demography, Gold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 415—427, 1957.
309. *Jago J. B.*, Cambrian agnostid communities in Tasmania, Lethaia, **6**, 405—422, 1973.
310. *Jones J. S.*, Ecological genetics and natural selection in molluscs, Science, **182**, 546—552, 1973.
311. *Jones T. S.*, Dolomite porosity in Devonian of West Texas Permian basin, Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol., **28**, 1043—1044, 1944.
312. *Klein G. de V.*, Determination of paleotidal range in clastic sedimentary rocks, Proc. Int. Geol. Congr., 24th, Sect. 6, 397—405, 1972b.
313. *Kohn A. J.*, Problems of speciation in marine invertebrates, In *A. A. Buzzati — Traverso*, ed., Perspectives in Marine Biology, Univ. Calif. Press, 571—588, 1958.
314. *Kutscher F.*, Die Versteinerungen des Hunsruckschiefers, Aufschluss, 19, 87—100, 1970.
315. *Lenz A. C.*, *Pedder A. E. H.*, Lower and Middle Paleozoic sediments and paleontology of Royal Creek and Peel River, Yukon, and Powell Creek, N. W. T., Excursion A-14, 24th Int. Geol. Congr., 43, 1972.
316. *Levinton J. S.*, Genetic extinction hypothesis and its critics, Geology, **1**, 157—158, 1973.
317. *Lewis J. R.*, The Ecology of Rocky Shores, English Univ. Press, 323, 1964.
318. *Livingstone D. A.*, Chemical composition of rivers and lakes, U. S. Geol. Surv., Prof. Pap., 440-G, 64, 1963.
319. *Lowe-McConnell R. H.*, Speciation in tropical fresh-water fishes, Biol. J. Linn. Soc., **1**, 51—75, 1969.
320. *Ludvigsen R.*, Age and fauna of the Michelle Formation, Northern Yukon Territory, Bull. Can. Petrol. Geol., 18, 407—429, 1970.
321. *MacArthur R. H.*, Patterns of species diversity, Biol. Rev., **40**, 510—533, 1965.
322. *MacArthur R. H.*, Patterns of communities in the tropics, Biol. J. Linn. Soc., **1**, 19—30, 1969.
323. *MacArthur R. H.*, Geographical Ecology, Harper and Row, London, 269, 1972.
324. *Mamet B.*, Foraminiferal zonation of the Lower Carboniferous, stratigraphic implications, Geol. Soc. Am. Abstr. Programs, 5, 7, 725, 1973.
325. *Menzies R. J.*, *George B. Y.*, *Rowe G. T.*, Abyssal Environment and Ecology of the World Oceans, Wiley, New York, N. Y., 488, 1973.
326. *Middlemiss F. A.*, *Rawson P. F.*, *Newall G.*, eds., Faunal provinces in space and time, Geol. J., Spec. Issue, 4, 236, 1971.
327. *Miller A. K.*, The last surge of the nautiloid cephalopods, Evolution, 3, 231—238, 1949.
328. *Mohanti M.*, The Portilla Formation (Middle Devonian) of the Alba Syncline, Cantab-

rian Mountains Prov. Leon, Northwestern Spain, Carbonate Facies and Rhynchonellid Palaeontology. Leidse Geol. Meded., D. 48, Afl. 2, 135—205, 1972.
329. *Murdoch W. W.*, Switching in general predators, experiments on predator specificity and stability of prey populations, Ecol. Monogr., **39**, 335—354, 1969.
330. *Nicol D.*, The boitic development of some Niagaran reefs — an example of an ecological succession or sere, J. Paleontol., **36**, 172—176, 1962.
331. *Niebuhr W. W.*, Paleoecology of the *Eurekaspirifer pinyonensis* Zone, Eureka county, Nevada, Thesis, Oregon State University, Corvallis, Orec., 1973.
332. *Ogden J. C.*, *Brown R. A.*, *Salesky N.*, Grazing by the echinoid *Diadema antillarum*, Science, **182**, 715—717, 1973.
333. *Oliver W. A.*, Devonian paleobiogeography, U. S. Geol. Surv., Prof. Pap., 800A, A125, 1973.
334. *Osgood R. G., Jr.*, *Szmug F. J.*, The trace fossil Zoophycos as an indicator of water depth, Bull. Am. Paleontol., **62**, 217, 21, 1972.
335. *Paine R. T.*, Food web complexity and species diversity, Am. Naturalist, **100**, 65—76, 1966.
336. *Pianka E. R.*, Latitudinal gradients in species diversity, A review of concepts, Am. Naturalist, **100**, 33—46, 1966.
337. *Pickerill R. K.*, *Lingulasma tenuigranulata* — palaoecology of a large Ordovician linguloid that lived within a Strophomenid — Trilobite Community, Palaeogeogr. Paleaoclimatol. Palaoecol., **13**, 143—156, 1973.
338. *Porter J. W.*, Predation by *Acanthaster* and its effect on coral species diversity, Am. Naturalist, **106**, 487—492, 1972.
339. *Purdy E. G.*, Sediments as substrates, In *J. Imbrie*, *Newell N.*, eds., Approaches to Paleoecology, Wiley, New York, N. Y., 238—271, 1964.
340. *Raup D. M.*, Taxonomic diversity during the Phanerozoic, Science, **177**, 1065—1071, 1972.
341. *Rensch B.*, Evolution Above the Species Level, Columbia Univ. Press, 419, 1960.
342. *Rhodes F. H. T.*, The course of evolution, Proc. Geol. Assoc., **77**, 1—54, 1966.
343. *Richards R. P.*, Autecology of Richmondian brachiopods (Late Ordovician of Indiana and Ohio), J. Paleontol., **46**, 386—405, 1972.
344. *Ronov A. B.*, Evolution of rock composition and geochemical processes in the sedimentary shell of the earth, Sedimentology, **19**, 157—172, 1973.
345. *Schumann D.*, «Byssus»-artige Stielmuskel-Konvergenzen bei artikulaten Brachiopoden, Neues Jhrb. Geol. Paläontol., Abh., **133**, 199—210, 1969.
346. *Scrutton C. T.*, Palaezoic coral faunas from Venezuela, 2. Devonian and Carboniferous corals from the sierra de Perija, Bull. Brit. Museum (Nat. Hist.), Geol., **23**, 223—282, 1973.
347. *Segerstrale S. G.*, Baltic Sea, In *J. W. Hedgpeth*, ed., Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, Geol. Soc. Am., **67**, 751—800, 1957.
348. *Simpson G. G.*, Tempo and Mode in Evolution, Columbia University Press, 237, 1944.
349. *Sonnenfeld P.*, Dolomites and dolomitization, a review, Bull. Can. Petrol. Geol., **12**, 101—132, 1964.
350. *Sougy J.*, Les Formations paleozoiques du Zemmour Noir, Gap, Hautes-Alpes, 695, 1964.
351. *Sturmer W.*, *Bergstrom J.*, New discoveries on trilobites by X-rays, Paläontol. Z., **47**, 104—141, 1973.
352. *Stanley S. M.*, An ecological theory for the sudden origin of multicellular life in the Late Precambrian, Proc. Natl. Acad. Sci., **70**, 1486—1489, 1937a.
353. *Stanley S. M.*, An explanation for Cope's rule, Evolution, **27**, 1—26, 1973b.
354. *Stanley S. M.*, Effects of competition on rates of evolution, with special reference to bivalve mollusks and mammals, Syst. Zool., **22**, 486—506, 1973c.
355. *Stehli F. G.*, Tethyand and Boreal Permian faunas and their significance, Smithsonian Contrib. Paleobiol., 3, 337—345, 1971.
356. *Stehli F. G.*, *McAlester A. L.*, *Helsley C. E.*, Taxonomic diversity of Recent bivalves and some implications for geology, Bull. Geol. Soc. Am., **78**, 455—466, 1967.
357. *Surlyk F.*, Distribution and zonation of the epifauna in a Cretaceous rocksy shore community, Palaeontol. Assoc. Circ., 73a, 5—6, 1973.
358. *Taylor J. D.*, Reef-associated molluscan assemblages in the western Indian Ocean, In D. R. Stoddart and Sir M. Yonge, Eds., Regional Variation in Indian Ocean Coral Reefs, Academic Press, London, 501—534, 1971.
359. *Thayer C. W.*, Taxonomic and environmental stability in the Paleozoic, Science, **182**, 1242—1243, 1973.
360. *Ulrich A.*, Palaeozoische Versteinerungen aus Bolivien, In G. *Steinmann*, Beiträge zur Geologie und Palaeontologie von Südamerika, **1**, 1—116, 1892.
361. *Valentine J. W.*, Evolutionary Paleoecology of the Marine Biosphere, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 511, 1973.
362. *Valentine J. W.*, *Hedgecock D.*, *Zumwalt G. S.*, *Ayala F. J.*, Mass extinctions and genetic polymorphism in the «Killer Clam», Tridacna, Bull. Geol. Soc. Am., **84**, 3411—3114, 1973.

363. *Van Valen L.*, A new evolutionary law, Evolution Theory, **1**, 1—30, 1973.
364. *Vermeij G. J.*, Substratum relationships of some tropical Pacific intertidal gastropods, Mar. Biol., **10**, 315—320, 1971.
365. *Vermeij G. J.*, Endemism and environment, some shore molluscs of the tropical Atlantic, Am. Naturalist, **106**, 89—101, 1972.
366. *Vermeij G. J.*, *Porter J. W.*, Some characteristics of the dominant intertidal molluscs from rocky shores in Pernambuco, Brazil, Bull. Mar. Sci., **21**, 440—454, 1971.
367. *Walmsley V. G.*, *Boucot A. J.*, The phylogeny, taxonomy and biogeography of Silurian and Early to Mid Devonian Isorthinea (Brachiopoda), Palaeontolographica, 1974.
368. *Warmke G. L.*, *Almodovar L. R.*, Some associations of marine mollusks and algae in Puerto Rico, Malacologia, **1**, 163—177, 1963.
369. *Westermann G. E. G.*, Strength of concave septa and depth limits, of fossil cephalopods, Lethaia, **6**, 373—404, 1973.
370. *Wiedmann J.*, Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic system boundaries, Biol. Rev., **48**, 159—194, 1973.
371. *Wilson J. L.*, *Majewske O. P.*, Conjectured Middle Paleozoic history of central and west Texas, In Aspects of the Geology of Texas, a Symposium — Bur. Econ. Geol., Univ. Texas, Publ., 6017, 65—86, 1960.
372. *Woodrow D. L.*, *Fletcher F. W.*, *Ahrnsbrak W. F.*, Paleogeography and paleoclimate at the deposition sites of the Devonian Catskill and Old Red facies, Bull. Geol. Soc. Am., **84**, 3051—3064, 1973.
373. *Ziegler A. M.*, *McKerrow W. S.*, Silurian marine Red Beds, J. Geol., 1974.

Предметный указатель

Абрамс, слюдистые сланцы 225
Австралийская платформа 217
Агностиды 253. 256
Айрондекойт, известняки 28, 29
Акритархи 15, 50, 69, 114, 146, 147, 159, 161, 193, 244
Акроспирифериды 164
Аксель-Хейберг, интрузия 225
Амазонско-Колумбийская субпровинция 160, 231, 239—243, 248—250
Аммоноидеи 62, 72, 83, 84, 89, 90, 145, 165, 193, 253, 254, 259
Аппалачская провинция 142, 242
Аппохимчи, субпровинция 16, 23, 70, 116—118, 122, 142, 160—163, 167, 169, 170, 172, 176, 190, 196, 205—208, 213, 230, 231, 235—237, 239—245, 248, 249, 253
Арисейг, вулканиты 60, 62, 194, 226
Арканзасский новакулит 205—208, 244
Атрипацеи 46, 108
Ашерн, формация 246

Багамская карбонатная платформа 220
Балтийская область 235
Барьер биогеографический 144, 260
— биологический 203
— климатический (температурный) 26, 144, 202, 213—215, 226, 248, 249
— фаунистический 14, 15, 71, 75, 95—104, 151, 173, 200, 202, 203, 209, 213, 226, 230, 242, 245, 251, 254, 258
Басс-Айлендс, группа 246
Баттинг-Рам, песчаники 244
Бейрихиацеи 253
Бек-Понд, известняки 161
Бекрафт, известняки 190
Белемноидеи 89, 90, 145
Беллерофондиты 68
Бентосный комплекс 12—25, 28—30, 37, 47, 49—51, 67, 73, 107, 109, 142, 146, 147, 157, 256
Берд-Фьорд, формация 225
Берти, группа 159
Билдуоз, слои 157
Биомеры Палмера 69, 255
Биосерия 95
Блу-Фьорд, формация 225
Блэкгам, формация 192
Боккефельд, песчаники 187
Боуспрингс, известняки 197
Брахиоподы дицелозидные 107
— замковые 114, 119, 122, 140, 143, 184, 228
— карционосомидные 33
— лингулоидные 30, 68, 69, 177, 178, 193
— орбикулоидные 30, 69, 177, 178
— птериготидные 33
— ренсселеринидные 30
— теребратулоидные 71, 113, 148, 167
— ципреидные 76
— циртиноидные 113
Британский Бассейн 42
Брук, слои 244
Брэгдон, формация 147
Бунденбах, сланцы 164, 197, 253
Бухан-Кейве, известняки 197

Величина (размер) популяции 9, 13—15, 17, 55, 58, 64, 66, 73, 75, 77, 78, 84, 89, 90, 92, 94, 95, 98—100, 103—154, 223, 224, 255—259, 261
Видообразование географическое 150—152
— симпатрическое 150, 151
Висби, мергели 156
Виссенбахер, сланцы 193, 253
Восточно-Американское царство 16, 52, 56, 70, 80, 87, 88, 108, 140—142, 149, 160, 161, 164, 165, 167, 172, 184, 194, 201, 205—208, 228—232, 235—239 241, 242, 244, 245, 247—251, 255, 258
Вудфорд, глинистые сланцы 194
Вымирание массовое 98—102, 113, 144, 145, 154, 156, 259

Гамильтон, серия 171, 172, 196, 239, 246, 251
Гастроподы 33, 37, 89, 114, 181, 183, 193, 251
— платицератидные 182
Гелф, доломиты 197
Генрихаус, формация 156, 189
Гипидулиды 109, 170
Гипидулиниды 167, 177, 190
Гиппуритиды 83
Гленко-Брук, формация 195
Гондванское царство 88
Гониатиты 147
Градиент таксономического разнообразия 78—80, 106, 157, 226
Граптолитовая фация 24
Граптолиты 24, 25, 33, 50, 62, 69, 79, 97, 115, 146, 147, 165, 166, 193, 252, 253
— бисериальные 50
Группа сообществ 27, 53, 177—180
— — гипидулинид 179
— — лептоцелид 174, 178, 179
— — пентамерид 174, 178, 179
— — стрикландид 174, 178
— — *Dicaelosia* — *Skenidioides* 174, 178—180, 198
— — *Striispirifer* 179, 180
Губки 90
Гудзон, платформа 205—208, 215, 244—248
Гудзонский бассейн 247

Далманеллиды 167, 191
Даунтонская серия 159
Деннис, формация 60, 62
Детройт-Ривер, формация 195, 204, 206, 207, 247
Джемисон, кремнистые сланцы 244
Джемс-Бей, формация 245
Дженоа-Ривер, слои 61
Джунгаро-Балхашская провинция 165
Джунгаро-Балхашский комплекс сообществ 16, 165, 171, 230, 237, 238
Дицелозиды 167, 169
Доломитизация биотическая 215, 220, 249, 260
Древние красные песчаники 227

«Жемчужные слои» 46

Запла, тиллиты 232
Зигоболбиды 253
Зона до-*Leptathyris* 170
— до-*Qadrithyris* 116, 135, 141
— *Acrospirifer kobehana* 141, 169, 170
— *circula* 242
— *Eurekaspirifer* 141, 168
— — *pinyonensis* 167, 169, 241
— *Gypidula pelagica* 169
— *kobehana* 116, 242
— *Leptathyris* 116, 117, 142
— *Monograptus riccartonensis* 233
— *pinyonesis* 116, 198
— *Quadrithyris* 116, 135, 141, 167—171
— *Spinoplasia* 116, 135, 141, 167—169, 171, 241
— «*Spirifer*» *kobehana* 168
— *Trematospira* 116, 141, 168—170, 241
— *Warrenella kirki* 117, 142

Иглокожие 89, 182, 214
Икла, песчаники 192, 196
Илоеды 83, 89, 183
Инфауна 20—22, 24, 35, 37, 183, 194
Источник краевой 55—59, 106, 109
— обширный 55—59, 106, 109, 229
— точечный 55—59, 82, 148, 229
Истпорт, вулканиты 60, 62
Итониоиды 237

Йорк-Ривер, формация 187, 196

Кабаллос, кремнистые сланцы 205—208
Кабальерос-Каньон, формация 243
Кайзер, формация 189
Калькберг, известняки 188
Камден, известняки 186
Канадский щит 245
Капаро, формация 188
Катави, песчаники 186, 190
Каугатума-Стейдж, отложения 189
Квангси, ороген 224
Кейп-Филлипс, формация 233
Кеннетт, формация 170
Кеногами-Ривер, формация 206, 207, 245—247
Кларита, известняки 234
Клемвилл, формация 196
Климакограптиды 160, 161
«Ключевые» роды Циглера 28—30, 157
Коиманс, известняки 188
Колумбийско-Амазонская субпровинция 16, 70 71

Комплекс сообществ 27
Кониепрусский известняк 164, 187
Конодонты 62, 69, 72, 115, 146, 161, 193, 252
Континентальный осевой хребет 246—249
Конуляриды 236
Концепция климакса 157, 180
Кораллы 34, 36, 114, 180, 183, 190, 214
— агерматипные 84
— герматипные 76, 77, 84, 150
— четырехлучевые (тетракораллы) 64, 166, 167, 183, 227, 228, 236, 237, 239, 240, 251
— цериоидные 189
— шестилучевые 79, 83
Кордильерская миогеосинклиналь 246
— область 16, 56, 71, 116, 117, 167, 207, 208, 213, 241, 242, 258
Космополитизм 13, 14, 56, 57, 67, 69, 73—77, 91, 92, 96—105, 114, 116—119, 122, 135—137, 139—145, 153—155, 162, 185, 200, 201, 209, 213, 214, 224, 229, 231, 252, 255, 257—259
Куинстон, формация 210
Куодди, формация 60, 62
Кэп-Бон-Ами, формация 187

Ла Вид, глинистые сланцы 186, 189
Ла-Вией, формация 197
Лаурел, известняки 156
Лепертиды 197
Лептострофиды 196, 237
Лептоцелиды 162, 170, 232
Ллаллагуа, формация 232
Лланорийский комплекс 243
Локпорт, группа 28

Мак-Адам-Брук, формация 35
Малд, мергели 156
Мальвинокаффрское царство 16, 23, 45, 56, 70, 71, 80, 87, 88, 97, 101, 117, 122, 146, 149, 159—162, 164, 166, 171, 176, 178, 184, 190, 196, 201, 210, 212, 213, 222, 227, 228, 231, 232, 236, 241, 249—253, 258
Манлиес, формация 190
Марадана, сланцы 166, 191
Марселлес, формация 225
Маунт-Айда, формация 191
Маунтин-Хаус-Уорф, известняки 237
Мейвилл, доломиты 198
Меримбула, формация 61
Меристиниды 179
Метагамон, песчаники 188
Мидии 83, 84
Микрокардиналиды 177
Миссури-Маунтин, сланцы 244
Мичиганский бассейн 172, 205, 207, 208, 215, 245—248
Млекопитающие 83, 84, 90
Модель Андерсона 44—47
Моктри, сланцы 188
Моллюски двустворчатые 65, 79, 82—84, 90, 114, 154, 183, 194, 214, 222, 253
Монголо-Охотская область 16, 21, 22, 160, 230, 232, 235, 238, 239
Мондрепюи, кристаллические сланцы 195
Монограптиды 16, 159
Морские звезды 89, 182, 197
Мутатионеллиниды 95, 164, 179, 239—241
Мшанки 33, 89, 214, 236
Мэйдейджери-Парк, формация 166, 196

Наутилоидеи 89, 90, 182
Невадская субпровинция 16, 116, 117, 162, 167, 169, 213, 240—242, 246, 248, 249
Несфероморфиты 50
Новозеландская область 16, 56, 166, 167
Новый Свет 30, 211, 227, 251, 258

Обстановка малоподвижных вод 20—25, 35, 38, 39, 46, 52, 107, 156—161, 164—166, 171, 179—181
— неморская 20—22, 184
— подвижных вод 20—25, 35, 38, 39, 46, 49, 51, 67, 69, 107, 157, 158, 160, 164, 172, 179, 180
— рифовая 77, 78, 82, 112, 148, 164, 165, 172, 180
— ровного дна 31, 78, 81, 82, 89, 163—165, 167, 171, 182—199
— скалистого дна 20, 77, 159
— солоноватых вод 21—23, 50, 159, 181, 184, 209, 214
Онондага, группа 171, 225, 239, 245

Ориостоматиды 89, 251
Ортотетации 191
Ортоцератиды 164, 237
Остракоды 164, 222, 253

Паадала, горизонт 159
Парана, бассейн 227
Парнаиба, бассейн 227, 240, 241
Пелагическое сообщество 19, 23, 146
Пелециподы 164, 194, 253
Пемброк, формация 60, 62, 163, 235, 237
Пемброк, формация 60, 62, 163, 235, 237
Пентамериды субрианинидные 109, 234
Пентамериниды 55, 57, 78, 95, 106, 109, 158, 177, 234
Пизокриниды 252
Платицератиды некопрофаговые 89
Плотность популяции 55, 94, 146, 153
Позвоночные анаспидные 159
— цитаспидные 159
Полеумитиды 251
Полихеты 65
Прионотириды 239
Провинциализм 8, 13, 14, 67, 68, 71, 85, 92, 95—105, 108, 109, 112, 113 115, 118, 119, 122, 135—137, 139—145, 150, 154, 155, 162, 179, 185, 200—203, 209, 210, 212, 213, 215, 224, 226, 227, 231, 234, 235, 248, 252—260
Пронгс-Крик, формация 198
Пут-ин-Бей, доломиты 245

Раббит-Хилл, формация 171
Радиолярии 146, 193
Ред-Бей, формация 187
Рейнский комплекс сообществ 24, 161, 163—165, 171, 174, 196, 237, 239—241, 244
Рейнско-Чешская область 16, 24, 56, 71, 142, 163—165, 230, 231, 235—238, 242, 253, 254, 258
Ренорензселериды 68, 70, 169
Ренсселандиды 177
Риджли, песчаники 44
Ринхонеллиды 37, 46, 69, 167, 187, 189, 190, 231
Ринхоспириды 189, 191
Ринхоспириниды 192
Рипидотириды 68, 69
Риссер, слои 245
Рифовый комплекс сообществ 22—25
Рифтон, группа 166, 167
Рифтонский комплекс сообществ 167
Робертс-Маунтинс, формация 40, 51, 170, 171, 186, 190, 233
Рокуэй, пачка 28, 29
Ронселлес, слои 244
Роотсикюла, горизонт 159
Росс-Брук, формация 193
Роуд-Ривер, формация 193
Рочестер, глинистые сланцы 28, 29, 156, 197
Русская платформа 106, 107, 211, 213, 214, 216, 217, 221, 226, 248
Рыбы пресноводные 91, 100

Саламони, формация 194
Салина, группа 29, 246
Санта-Лючия, известняки 189, 194, 197, 198
Себумук, формация 161
Северное силурийское царство 21, 45, 55, 57, 59, 80, 87, 88, 95, 156, 162, 175, 210, 227, 230—233, 235, 250—252, 255
Северо-Американская платформа 107, 109, 178, 203, 213, 214, 217, 221, 239, 249
Северо-Американское царство 45, 175, 255
Северо-Атлантическая область 21, 22, 52, 56, 108, 117, 156, 210, 233—235, 247, 248
Севи, формация 247
Секуачи, формация 211
Сент-Клэр, известняки 234
Сер487риан, вулканиты 60, 61
Сестонофаги 33, 34, 72, 83, 89, 182, 183
Сибирская платформа 106, 107, 213, 214, 216, 217, 233, 248
Симонсон, доломиты 185
Скальский горизонт 163, 235
Скорость возникновения таксонов 112—114, 136, 222, 223, 235
— вымирания 80, 84, 96—98, 100, 104, 112, 114—118, 122, 136, 145, 154, 155, 203, 259
— — окончательного 94—96, 98—100, 103, 104, 109
— — таксономического 94—96, 98
— — филетического 95, 96, 98

Скорость иммиграции 80
— появления таксонов 112, 114, 115, 118, 122, 135
— эволюции 13, 55—59, 66, 67, 73, 76—78, 82—84, 89—94, 103—107, 112—115, 118, 122, 136, 137, 144, 147—149, 154, 155, 203, 223—225, 234, 255—259, 261
Скулкрафт, доломиты 194
Слайт-Марлс, мергели 156, 181
Смешение фауны 39—44, 141, 144, 167, 236, 242
Снобс-Крик, вулканиты 61
Содес, сланцы 46, 189
Сообщества аналогичные 173, 175, 176, 184, 185
— виргианинид 20, 156, 174, 189, 190, 195, 198
— гипидулинид 21—25, 46, 161, 169, 172, 174, 190, 198
— гомологичные 173, 175, 176, 178, 180, 184
— крутого склона 41
— микрокардиналид 20, 21, 174, 192
— мутатионеллинид 171, 173
— параллельные 185
— пентамеринид 21, 28, 51, 174, 191, 194
— пологого склона 41
— стрикландид 20, 21, 28, 174, 197
— субрианинид 21, 174, 188, 197
— тримереллид 20, 21, 174, 197
— эвриптерид 21—23, 49, 159, 163, 180
Сообщество амбоцелид 23, 24, 171, 174, 185, 186
— Биг-Шелл 22, 51, 160
— гипидулид 42, 160
— гомоланотид— *Plectonotus* 21, 23, 24, 49, 191
— карсиносомид — птериготид 36, 159, 180
— Кэп-Бон-Ами 187
— лингулид — орбикулид 20—24, 49, 53, 174, 192
— морских звезд 21—25, 37, 146, 193, 197
— «нормальное» 161, 163, 166
— нотаноплид 25, 170, 171, 174, 192
— ортоцероидного известняка 21, 22, 192, 193
— пелагическое 166, 170, 172, 193, 194, 214, 254
— пелеципод 20—22, 24, 194
— — — *Emanuella* 186
— пластинчатых строматопор 21—25, 191
— ренсселандид 174, 196
— ринхонеллид 21, 22, 49, 174, 196
— строматолитов 21—25, 197
— тентакулитид 23, 24, 160, 197
— Токима-Тейбл-Хеэд 175, 176
— тримеллоидных 180
— фацелоидных кораллов и рамозных альвеолитов 21—25, 195, 196
— хагмиллерид — стилонурид 159, 160, 180
— характеристика 25—28, 32
— хонетид 24, 164, 174, 187
— *Amosina* 23, 159, 174, 186, 231
— *Amphigenia* 23, 161, 163, 174, 177, 186, 199
— *Anathyris* — *Pradoia* 24, 174, 186
— Arthrophycus 186
— *Atrypa* 187
— *Atrypella* 21, 22, 45, 46, 49, 157, 158, 174, 187
— *Australina* 23, 187, 231
— — *ringtonina* 159
— *Australospirifer* 24, 161, 171, 174, 176, 187
— *Beachia* 23, 161, 163, 171, 174, 176, 187
— *Borealis* 187
— Carsinosomidae— Pterygotidae 187
— *Chonostrophiella* 161
— *Chonostropphia* — *Chonostrophiella* 23, 174, 187
— *Clarkeia* 23, 159, 174, 180, 187, 231
— *Clorinda* 19, 176, 187
— *Cloudella* 23, 68, 173, 188
— *Coelospira* — *Leptocoelia* 23, 174, 186, 187
— Conchidium 40, 45, 188
— *Costellirostra* 23, 161, 174, 188
— *Costistricklandia* 29, 158
— *Cruiziana* 21, 23, 24, 184, 188
— *Cryptothyrella* 20, 156, 158, 174, 179, 188
— — — *Mendacella* 20, 174, 188, 195
— *Cyrtina* 23, 160, 167, 171, 174, 176, 188, 235
— *Dalmanella* 174
— *Dayiy* 21, 22, 42, 45, 46, 157, 174, 188
— *Dicaelosia* — *Hedeina* 23, 160, 161, 169, 171, 174, 188
— — — *Orthostrophella* 179, 189
— — — *Skenidioides* 20—22, 40, 45, 49, 69, 107, 156, 157, 169, 174, 179, 186, 189
— *Didymothyris* 22, 45, 46, 157, 174, 189
— *Dubaria* 21, 22, 45, 157, 167, 174, 189, 190
— *Eccentricosta* 22, 174, 189, 235
— *Eocoelia* 17, 19, 21, 28, 29. 46, 49, 67, 78, 158, 174, 175, 189, 233
— — *angelini* 173
— — *curtisi* 173
Сообщество *Eocoelia angelina hemisphaerica* 173
— — *intermedia* 173
— — *sulcata* 173
— *Ecoconchidium* 156, 189
— Eurypteridae 189
— *Euryspirifer* 174
— — paradoxus 24, 189
— *Favosites* и массивных строматопор 21—25, 189—191
— *Globithyris* 23, 24, 160, 174, 190
— *Glossifungites* 184
— *Gracianella* 21, 22, 40, 45, 157, 174, 190
— *Gypidula* 167, 169, 171
— *Harringtonina* 159, 174, 190, 231
— *Heterorthella* 23, 159, 174, 180, 190, 231
— *Hipparionyx* 23, 51, 160, 163, 171, 174, 190, 203
— *Holorhynchus* 156, 190
— Hughmilleriidae — Stylonuridae 21—23, 45, 49, 50, 69, 191
— *Hyattidina* 21, 174, 191
— *Karpinskia* 18, 165, 174, 191
— *Kirkidium* 35, 40, 45, 46, 52, 65, 67, 69, 107, 191
— *Leptathyris* 174, 191
— *Lingula* 19, 29, 45, 46, 51
— *Linoporella* 20, 159, 174, 179, 191
— *Maoristrophia* 25, 167, 174, 191
— *Megalomus* 194
— *Mendacella* 174
— *Mendathyris* 68
— *Mutationella* 45, 171
— — I 23, 45, 160, 171, 174, 176, 187, 192
— — II 23, 24, 164, 173, 174, 192
— — — III 24, 166, 167, 173, 174, 193
— *Nalivkinia* 21, 174, 179, 192
— Nereites 21—25, 49, 184, 192
— Notanoplia 25, 68, 69, 146, 166
— *Notiochonetes* 24, 171, 174, 192
— *Notoconchidium* 25, 165, 166, 192
— *Rentamerid* — *Atrypa* 175
— *Pentamerus* 17, 19, 29, 35, 38, 40, 46, 49, 67, 69, 107, 158, 159, 194, 203, 209, 233, 234
— *Pentlandella* 194
— *Platymerella* 156, 195
— *Platyorthis* — *Proschizophoria* 24, 174, 195
— *Platyschisma* 22, 195
— *Pleurothyrella* 68
— *Plicoplasia* 23, 163, 167, 171, 174, 186, 195
— *Prosserella* 65, 174, 195, 204, 246
— *Protathyris* 21, 22, 157, 174, 195
— *Protatrypa* 174, 195
— *Protochonetes* 174
— *Quadrifarius* 22, 24, 163, 170, 174, 196, 235
— *Quadrithyris* 24, 166, 167, 171, 174, 196
— *Rhenorensselaeria* 24, 164, 174, 196
— *Salopina* 21, 29, 35, 40, 46, 49, 157, 174, 188, 196
— — — *Derbyina* 24, 174, 196
— *Scaphiocoelia* 68
— *Scolithus* 21, 196
— *Scoyenia* 184
— *Sowerbyella* — *Onniella* 175
— *Spinatrypina* — *Thamnopora* 195, 196
— *Spinella* — *Buchanathyris* 25, 166, 174, 197
— *Stricklandia* 19, 35, 46, 49, 67, 106, 158, 159, 233
— *Striispirifer* 21, 22, 28, 29, 40, 45, 46, 49, 107, 157, 174, 188, 197, 232, 234
— *Stringocephalus* 52, 172, 174, 197
— *Tentaculites* 45
— *Tentaculitid* I 174
— *Trimerelloid* 49
— *Tropidoleptus* 24, 164, 172, 174, 197
— *Tuvaella* 21, 22, 180, 197, 232, 239
— «*Uncinulus*» *orbignyanus* 24, 174, 198
— *Vagrania* — *Skenidioides* 198
— *Virgiana* 17, 48, 54, 105, 156, 198, 203, 209, 233
— *Warrenella* — ринхонеллид 174, 198
— *Zdmir* 172, 198
— *Zoophycos* (*Taonurus*) 21, 23—25, 158, 161, 171, 184, 188, 199
— *Zygospira* — *Hebertella* 175
Спирифериды 46, 167, 190, 236
Среда обитания неустойчивая 75, 81, 258
— — устойчивая 73—76, 83, 258
Старого Света царство 16, 45, 52, 80, 87, 88, 116—118, 121, 122, 137, 139—142, 149, 156, 163, 165, 167, 184, 190, 205—208, 227—231, 236—239, 241—245, 247, 249—252, 254, 258
Стейт-Сёкл, сланцы 60, 62
Стилиолиниды 172, 194, 253
Стонхаус, формация 163, 196, 235, 237
Стрептограптиды 50
Стрикландиды 55, 57, 106, 148, 177, 233

Стрингоцефалиды 177, 197
Строматолиты 197
Строматопороидеи 34, 36, 89, 180, 183, 189, 190, 227, 228 236
Строфеодонтиды 46, 164, 167, 191
Сферирринхиды 191
Сфероморфиты 50, 159

Табуляты 89, 183, 227, 228, 236
Таггерти, серия 61
Таксономическое разнообразие 20—25, 65—69, 72—82, 85—90, 99, 100, 104, 107, 114, 122, 144, 145, 157, 158, 160, 161, 166 171, 173, 176, 178, 181, 201, 204, 213, 258, 261
Талладига, серия 244
Тамаулипас, платформа 205—208, 243
Тарабуко, песчаники 187
Тарратин, формация 187
Таскарора, песчаники 186
Тасманская область 16, 25, 56, 70, 162, 165, 166, 230, 232, 244, 258
Телеграф-Каньон, формация 195
Тентакулитиды 164, 197
Тентакулиты дакриоконаридные 25, 170, 193, 253
Тетис, царство 149
Тетраподы 176
Томхеган, формация 190
Торолд, формация 211
Треманотиды 251
Трилобиты 64, 69, 83, 84, 89, 165, 183, 236, 253, 255
Тримереллиды 158, 177
Триплезиоиды 234
Тулади, известняки 237

Уиллинстонский бассейн 205, 207, 208, 215, 245—247
Уилс-Крик, формация 159
Уильямсон, глинистые сланцы 29
Уиндмилл, известняки 170, 196
Уитклифф, слои 196
Уолдрон, глинистые сланцы 157, 191
Уопсипиникон, группа 246
Уорте-Каньон, формация 206, 247
Уотервилл, формация 192
Уошито, пояс 205—208, 225, 243
— фация 205—208, 237, 242, 244
Урало-Кордильерская область 21, 22, 52, 108, 109, 117, 121, 156, 210, 211, 231, 233—235, 247, 248, 254
Уральская область 16, 18, 165, 237, 238, 244
Уральский комплекс сообществ 16, 165, 237
Усоногие раки 83
Устрицы 83, 84
Устьевский горизонт 159

Фавозитиды 189
Фамин, известняки 237
Флоридская платформа 205—208, 243, 244
Фильтраторы 33, 74, 83, 182, 183, 253
Фистоматиды 181
Флоренс, кварциты 166
Фокс, бассейн 106
Фораминиферы 76, 79, 82, 89, 90, 222

Фоссил-Хилл, формация 28, 29
Фузулиниды 259

Харвуд-Маунтин, формация 195
Хеджхог, вулканиты 60, 62
Хемс, мергели 156
Херкимер, песчаники 28, 29
Хермосилла, известняки 243
Хиолитиды 236
Хитинозои 17, 146, 193
Хонетиды 46, 55, 58, 96, 98, 148, 164, 167, 190
Хонострофиды 169
Хэзуэлл-Бёрн, слои 194

Центральный метаморфический пояс 225
Центронеллиды 68, 70
Цефалоподы 89, 90, 193
Циртограптиды 50

Чаттанута, глинистые сланцы 194, 214
Черви аннелидные 147
Черри-Валли, известняки 253
Чешский комплекс сообществ 24, 37, 163—165, 174, 187, 237, 241
Чиуауа, карбонатная платформа 243
Членистоногие 214

Шавангунк, формация 159
Шипхед, бентониты 60
Шохари, толща 239, 240, 244
Шривер, кремнистые сланцы 44

Эволюция кладогенетическая 7, 8, 13, 55, 58, 67, 68, 70, 83, 88, 92—94, 99, 100, 103, 104, 109, 110, 112, 114, 144, 147—150, 154, 177
— морфологическая 7, 13, 103, 106, 149
— скачкообразная 147, 148
— сообществ 172—182
— — биогеографическая 172
— — органическая 172, 178
— таксономическая 7, 8, 13, 55, 57, 58, 67, 68, 70, 83, 92—94, 97, 99, 100, 103, 104, 109, 110, 112—114, 144, 147—149, 256, 257
— филетическая 7, 8, 13, 55, 57 58, 67, 83, 89, 92—95, 97—100, 103—105, 107, 109, 110, 112—114, 144, 147—149, 154, 177
Эвриптериды 89, 180
Эвритиринниды 169
Эджвуд, известняки 255
Эджклифф, формация 239
Эзоп, формация 199
Экологическое замещение 176
Элтон, глинистые сланцы 157, 189
Эндемизм 75, 77, 81, 82, 101, 107, 116—122, 141, 142, 152—155, 178, 179, 200, 201, 213, 233, 234, 237, 242, 248, 255, 257
Эоспирифериды 59
Эоцелиды 55, 57, 98
Эпифауна 20—22, 24, 35—37, 49, 183, 184
Эукалиптокринитиды 252
Эумфалиды 251
Эумфалоптериды 89, 181, 251

Указатель фауны

Acanthatia 126
Acanthospirina 133
Acrospirifer 132, 140, 168, 186-188, 190, 192, 195, 196
Acrospiriferinae 276
Acrothyris 134
Acutatheca 132
Adolfia 132
Aegiria 125, 140
Aegiromena 125
Aenigmastricklandia 127
Aenigmastrophia 124
Aesopomum 126, 140, 168, 187, 198
Agramatia 126
Alatiformia 132
Aliconchidium 128, 197
Alispira 130
Allanella 133
Allanetes 56
Ambocoelia 118, 133, 140, 168, 186, 187, 198
Ambonorthella 123
Ambothyris 133
Amissopecten 129
Amoenospirifer 133
Amosina 56, 186, 231, 269
Amphigenia 71, 186, 230, 240
Amphistrophia 125, 140, 189, 197, 244
Amsanella 129
Amsdenina 127, 189, 267
Anabaia 162
Anastrophia 127, 168, 267
Anathyris 131, 186, 189, 196
Anatrypa 131
Anchiopsis 242
Ancillosoechia 129, 140, 168, 197
Ancylostrophia 125, 269
Anisopleurella 125
Anoplia 56, 168, 186, 239
Anopliidae 56
Anoplotheca 130, 196
Anoptambonites 156
Antirhynchonella 127, 140
Antispirifer 132
Antistrix 129
Apousiella 132
Archaeopteris 61
Arctospirifer 133
Areostrophia 126
Arthrophycus 186, 188
Astarte 172
Astutorhyncha 129, 168
Athabaschia 129
Athyridacea 227, 228, 283
Athyris 131, 189, 196, 242, 269
Athyrisinacea 228
Atribonium 128
Atrypa 73, 107, 118, 131, 140, 168, 177, 186—189, 191, 194, 196—198, 232
Atrypacea 227, 228, 271
Atrypella 129, 187
Atrypina 130, 140, 168, 189, 198
Atrypinella 131
Atrypopsis 191
Aulacella 123
Aulidospira 130
Australina 129, 187, 190, 231
Australirhynchita 129
Australocolia 162, 171, 187, 192, 232, 236
Australospirifer 132, 187
Austrospirifer 133

Bagrasia 126
Barbaestrophia 125
Barrandina 127
Basilicorhynchus 129
Bathyrhyncha 129
Baturria 123, 237, 262, 271
Beachia 70, 187, 190, 195
Biconostrophia 130
Bicuspina 124
Bifida 130, 168, 196, 238
Bilobia 125
Biseptum 127
Bisinocoelia 133
Bisulcata 128
Bisulcatella 128
Bojodouvillina 125
Bojothyris 133
Borealis 106, 128, 187, 198
Bornhardtina 134
Bothriolepis 61
Boucotella 129
Boucotia 126, 192
Boucotides 127
Boucotinskia 132
Brachymimulus 124, 140, 234
Brachyprion 125, 140, 168, 198
Brachyspirifer 132, 168
Brachythyris 133
Bracteoleptaena 125
Brevilamula 127, 140, 179, 198
Brevispirifer 132, 245, 269
Brooksina 128
Buchanathyris 131, 197
Buchiola 193
Buxtonia 126

Callicalyptella 126, 171, 192
Callipentamerus 128
Callipleura 129
Calvinaria 129
Calymene 242
Camarium 131, 244
Camarophorella 131
Camarospira 131
Camarotoechia 129, 168, 196
Camerella 127, 168
Camerellidae 263
Camerellinae 264
Camerophorina 129
Candispirifer 133
Capellinella 128
Carinagypa 127
Carinatina 130
Carinatinella 130
Carmanella 128
Caryorhynchus 129
Cassidirostrum 129
Castellaroina 125, 187, 190, 231
Catazyga 130
Centronella 70, 186, 281
Centronellidae 71, 280
Centronellinae 281
Centrorhynchus 129
Ceratolichas 242
Charionella 131
Charionoides 131
Chascothyris 134
Chimaerathyris 133
Chonetacea 227, 228, 269, 283
Chonetes 56, 168
Chonetidae 56, 269
Chonetidina 269
Chonetinae 269
Chonetoidea 125
Chonopectoides 126
Chonopectus 126
Chonostrophia 56
Chonostrophiella 56, 192
Chonostrophiidae 56
Christiania 156
Cimicinella 134
Cimicinoides 134
Cingulodermis 133
Clarkeia 129, 187, 231
Cliftonia 124
Climacograptus 33
Clintonella 130, 191
Clorinda 127, 140, 157, 198
Clorindella 127
Clorindina 127
Cloudella 188
Cloudothyris 70, 186
Coelospira 108, 130, 168, 186, 189, 234, 238
Coelospirina 130
Coeloterorhynchus 129
Colidium 128
Conchidium 128, 197, 234
Concinnispirifer 132, 275, 278
Conomimus 134
Coolinia 126, 140, 189, 197, 198
Cordaites 61
Cordatomyonia 123
Coronura 242
Cortezorthis 16, 123, 168, 198
Corvinopugnax 129, 168
Corycephalus 242
Costeffiorostra 129, 186, 188, 189, 240
Costispirifer 133, 168, 190, 195, 240
Costistricklandia 58, 127

Cranaena 134
Craniops 188
Crassiproetus 242
Crayina 168
Crinistrophia 125
Crurithyris 133, 186
Cruziana 186, 188
Cryptatrypa 129, 195
Cryptonella 134, 166
Cryptonellacea 228
Cryptothyrella 131, 188, 191, 195
Cumberlandina 132, 275, 280
Cupularostrum 129, 189, 198
Cyclospira 130
Cymbidium 128, 197
Cymostrophia 125, 168, 198
Cyphoterorhynchus 61, 129
Cyrtia 131, 140, 198
Cyrtiacea 227, 228
Cyrtiidae 275
Cyrtina 133, 140, 168, 186, 188, 189, 196, 198
Cyrtinaella 133, 168
Cyrtiopsis 133
Cyrtoniscus 56
Cyrtospirifer 133

Dalejina 123, 140, 168, 188, 189, 191, 197, 198, 232, 237, 238
Dalejodiscus 125
Dalmanella 124, 188, 189
Dalmanellacea 283
Dalmanites 242
Davidsonia 126
Davidsoniacea 227, 228
Davidsoniatrypa 130, 198
Dawsonelloides 56, 187
Dayia 108, 130, 188, 194, 234
Dayiacea 227, 228
Dechenellurus 242
Decoropugnax 129
Dedzetina 123
Delthyrididae 276
Delthyris 132, 189, 237
Derbyina 196, 239, 241
Desquamatia 131, 198
Devonalosia 126
Devonaria 56, 187
Devonochonetes 56
Devonogypa 127
Devonoproductus 126
Diabolirhynchia 129, 197
Diambonia 125
Dicaelosia 29, 124, 140, 157, 166, 169, 188, 189, 191, 198
Dicaelostrophia 125
Dicamara 131
Dicamaropsis 131
Diceromyonia 123
Dichozygopleura 131
Dictyonella 124, 189, 191
Didymothyris 131, 189
Dielasmatacea 228
Dinapophysia 129
Dinobolus 197
Discomyorthis 123, 168, 186, 188, 230, 238, 239, 262
Dnestrina 130
Dolerorthis 123, 140, 168, 189, 191, 196, 198
Douvillina 125
Douvillinaria 125
Douvillinella 125
Draborthis 123
Drabovia 123
Drabovinella 123
Drahanostrophia 125
Dubaria 129, 168, 189
Dubioleptaena 125
Duryella 132, 275, 279
Dyticospirifer 132, 168
Dzieduszyekia 129

Eatonia 129, 189, 240
Eatonioides 129
Eccentricosta 56, 189
Echinocoelia 133, 186
Echinolichas 242
Ectorhipidium 128
Ehlersella 127
Eichwaldiacea 227
Eilotreta 124, 234
Eleutherokomma 132
Elliptostrophia 125
Elytha 132, 168, 186
Elythina 133, 168
Emanuella 133, 186, 195
Enantiosphen 30, 134
Enantiosphenella 134
Enteletacea 227, 228, 262
Eochonetes 125
Eocoelia 28, 33, 46, 58, 59, 95, 107, 148, 150, 160-162, 173, 178, 189, 233
Eoconchidium 128, 198
Eodevonaria 56, 186, 196, 239, 240
Eoglossinotoechia 129
Eokarpinskia 130
Eoparaphorhynchus 129
Eopentamerifera 128
Eopholidostrophia 125
Eoplectodonta 125, 140
Eoplicanoplia 56
Eoreticularia 133
Eospirifer 118, 131, 140, 187, 191, 197
Eospiriferinae 275
Eospirigerina 130
Eostrophalosia 126
Eostropheodonta 125, 188, 195
Eostrophonella 125
Epitomyonia 124
Eridothis 123
Estonirhynchia 129
Etymothyris 188, 199
Eucharitina 129
Eurekaspirifer 132, 168
Eurycolporhynchus 129
Euryspirifer 132, 163, 189
Eurythyris 70
Evanescirostrum 129

Falsatrypa 130
Fardenia 126, 191
Fascifera 123
Fasciostella 123, 187
Felinotoechia 129
Fenestrirostra 129
Ferganella 129, 140
Fimbrispirifer 132, 186, 238
Fitzroyella 129
Flabellulirostrum 129
Furcitella 125, 191

Galeatella 126
Gamphalosia 125
Ganinella 242
Gastrodetetoechia 129
Geranocephalus 134
Giraldiella 123
Gladistrophia 125
Glassia 129, 140, 198
Glassina 131
Globithyris 71, 171, 190
Glossinotoechia 129
Glossinulus 129
Glossoleptaena 125
Glypterina 123
Gorgostrophia 125
Gracianella 108, 109, 130, 190, 234
Grayina 127, 140, 189, 196, 198, 265
Greenfieldia 131
Greenops 242
Gruenewaldtia 130
Gypidula 127, 140, 168, 198
Gypidulella 127
Gypidulidae 267
Gypidulina 127

Hallina 130
Hamlingella 126
Harlania 188
Harpidium 128
Harringtonina 160-162, 190, 231, 232, 236, 251
Havicekia 131
Hedeina 140, 188
Helaspis 126
Hemitoechia 129
Hercostrophia 125
Hercynella 192
Hesperorthis 123, 140, 191
Heterorthella 123, 190, 231
Heterorthina 123
Heterorthis 123
Hindella 131

Hipparionyx 126, 169, 190, 195
Hircinica 129
Hirnantia 123
Hollardiella 131
Holorhynchus 128, 198
Homeospira 134, 189
Homoeospirella 134
Homolanotus 191
Howellella 45, 46, 118, 132, 140, 157, 160, 166, 168, 188, 189, 191, 195-198
Howittia 132
Hyattidina 131, 191
Hyborhynchella 129
Hypothyridina 129
Hypsipticha 129
Hysterolites 132, 168, 196
Hyterolitinae 277

Iberirhynchia 129
Icriodus 241
Idioglyptus 125
Idiorthis 123
Idiospira 129
Ilmenia 133
Indospirifer 133
Innuitella 129
Invertrypa 131
Irboskites 126
Iridistrophia 126, 140, 189
Isopoma 129
Isoprusia 242
Isorthis 123, 140, 189, 191, 198
Isospinatrypa 131
Ivanothyris 132, 187, 237, 244
Ivdelinia 187

Janiomya 125
Janius 131, 140, 187

Karpinskia 130, 191
Kasachstania 242
Katastophomena 125
Katunia 129, 168
Kayserella 123, 198
Kayseria 130
Khodalevitchia 128
Kinnella 123
Kirkidium 128, 140, 194, 234
Kozlowskiellina 132
Kozlowskites 125
Kransia 129
Kulumbella 127

Ladjia 133, 186
Ladogia 129
Ladogifornix 129
Ladoioides 129
Lamelliconchidium 128
Laminatia 126
Lanceomyonia 129
Latimera 153
Latonotoechia 129, 198
Lazutkinia 133
Leangella 125, 140, 198
Leioproductus 126
Leiorhynchus 129, 168
Lenatoechia 129
Leonaspis 242
Leptaena 73, 107, 118, 125, 140, 168, 177, 186, 189, 191, 197, 198, 233, 237
Leptaensca 125, 140, 168, 189
Leptaenoidea 125
Leptaenopyxis 125
Leptagonia 125
Leptalosia 126
Leptathyris 131, 191
Leptestiina 125
Leptocaryorhynchus 129
Leptocoelia 161, 162, 168, 170, 171, 186, 187, 190, 192, 195, 232, 240
Leptocoelidae 162, 271
Leptocoelina 162, 168, 232
Leptodonta 125
Leptodontella 125
Leptoskelidion 124
Leptospira 134
Leptostrophia 125, 140, 168, 187, 189, 190, 192, 195, 196, 238
Levenea 123, 168, 188
Leviconchidiella 127
Levigatella 127
Lianoella 168
Lievinella 71, 281
Liljevallia 125
Lingula 46
Linguopugnoides 129
Linoporella 124, 191
Liocoelia 129
Liraspirifer 133
Lissatrypa 129, 140, 168, 189, 191, 244
Lissatrypoidea 129
Lissocoelina 128
Lissopleura 129
Lissostrophia 125
Lissotreta 124, 234
Litothyris 133
Llanoella 127, 242, 264-266, 273
Loganella 123
Longispina 56
Lorangerella 129

Machaeraria 129, 140, 168, 189
Maclarenella 134
Macropleura 275
Manoproductus 126
Maoristrophia 191, 238
Markitoechia 129
Marklandella 123
Mauispirifer 132
McLearnites 125, 168
Mediospirifer 132
Megakozlowskiella 132, 140, 168, 186, 188, 191, 230
Megalopterorhynchus 129
Meganterella 134
Meganteris 134, 163
Megasalopina 123
Megastrophia 125, 168
Meifodia 129
Mendacella 123, 188, 192, 195
Mendathyris 192
Merciella 125
Merista 131, 140, 187, 189, 244
Meristella 131, 140, 168, 187, 189, 190, 192, 195, 196, 230, 238, 244, 251
Meristelloides 131, 192, 236, 251
Meristina 131, 140, 168, 186, 188, 189, 197
Meristospira 131
Mesodouvillina 125, 140, 168, 188, 195, 197, 198
Mesopholidostrophia 125
Mesoplica 126
Metacamerella 127
Metaplasia 133, 168, 186
Mezounia 125
Microcardinalia 127, 233
Microsphaeridiorhynchus 129
Mimatrypa 130
Mirantesia 129
Monadotoechia 129
Monelasmina 123
Monograpthus 33, 50
Moravilla 133
Moravostrophia 125
Morinorhynchus 126
Mucrospirifer 132, 186
Mucrospiriferinae 279
Multispirifer 132, 277
Muriferella 123, 168, 198
Mutationella 168, 192
Mystrocephala 242
Mystrophora 123

Nadiastrophia 125
Najadospirifer 133
Nalivkinaria 129
Nalivkinia 130, 192
Nanospira 129
Nanothyris 70, 188
Nayunnella 129
Nekhoroshevia 129
Nemesa 129
Neopilina 153
Neotrigonia 172
Nervostrophia 125
Nikiforovaena 131, 235
Nimphorhynchia 129
Noetlingia 127
Nondia 128, 198
Nordotoechia 129
Notanoplia 126, 192

Notiochonetes 56, 192
Notoconchidium 192
Notoleptaena 125, 191
Notoparmella 126
Nucleospira 73, 107, 118, 131, 140, 168, 177, 186, 189, 198, 237
Nyege 129
Nymphorhynchia 198

Obesaria 133
Obturamentella 129
Odontocephalus 242
Odontochile 242
Ogilviella 130
Oligoptychorhynchus 129
Oligorachis 126
Onychoplecia 124
Onychotreta 124, 234
Opikella 125
Orbinaria 126
Oriskania 70
Orthacea 227, 228
Orthopleura 126
Orthorhynchula 129
Orthostrophella 123, 168, 189, 232
Orthostrophia 123, 188, 238
Otarion 242
Oxoplecia 124, 234

Pacificocoelia 161, 162, 168, 171, 230, 231, 238, 240, 242, 243, 251, 271
Paleospirifer 133
Papillostrophia 125
Parachonetes 56, 168, 187, 198
Paradoia 131, 186
Parallelora 133
Parapholidostrophia 125
Paraphorhynchus 129
Parapugnax 129
Pararhipidium 128
Paraspirifer 132, 245
Parastrophinella 127, 191
Parastrophinidae 265
Paraspiriferinae 278
Parazyga 134
Paurogastroderhynchus 129
Paurorhyncha 129
Pecopteris 61
Pectorhyncha 129
Pegmarhynchia 129, 168, 195
Pentagonia 131, 186
Pentameracea 227, 228, 267
Pentamerella 127, 186
Pentamerifera 128
Pentameroides 58, 128, 150, 178, 192, 194, 233
Pentamerus 58, 106, 128, 140, 150, 194, 233
Pentlandella 130, 194
Pentlandina 125, 198
Perakia 129
Phacops 242
Phacopina 242
Pholadomya 172, 173
Phlogoiderhynchus 129
Phoenicitoechia 129
Pholidostrophia 125, 168
Phrogmostrophia 125, 169, 198
Physetorhynchia 129
Pinguaella 128
Pinguispirifer 133
Pinifrequens 162
Placotriplesia 124, 234
Plagiorhynchia 129
Planovatirostrum 129
Platyglossariorhynchus 129
Platymerella 57, 105, 106, 128, 198
Platyorthis 123, 164, 186-188, 190, 192, 195
Platyschisma 195
Platystrophia 123, 191
Platyterorhynchus 129
Plebejochonetes 56, 187
Plectambonitacea 227, 228
Plectatrypa 130, 140, 198
Plectodonta 125, 140, 189, 191, 198
Plectodontella 125
Plectonotus 191
Plectorhynchella 129
Plethorhynchia 129, 188
Plectospira 134
Plectothyrella 129, 131
Plectotreta 124
Pleiopleurina 129, 169
Pleurocornu 129
Pleurothyrella 166, 167, 171, 192
Plicanoplia 56, 186, 188
Plicocyrtia 131
Plicocyrtina 132
Plicoplasia 133, 140, 169, 186—188, 195, 196, 198 230, 239, 240, 242, 250
Plicostricklandia 127, 192
Plicostropheodonta 125
Podolella 188, 195
Porambonitacea 227, 228, 263
Porambonites 127
Porosticta 129
Praegnantia 129
Praewaagenoconcha 126
Prionopeltis 242
Prionothyris 70, 186
Proboscidina 134
Prodavidsonia 130
Productacea 228
Productella 126
Prokopia 123
Prorensselaeria 71
Proreticularia 133, 140, 196
Proschizophoria 123, 195
Proschizophoriinae 262
Prosserella 133, 195
Protathyris 131, 140, 189, 195
Protatrypa 131, 188, 195, 198
Protochonetes 46, 56, 140, 187, 190, 196
Protocortezorthis 169
Protoleptostrophia 125, 186, 187, 192, 242
Protomegastrophia 125, 140, 197
Protozeuga 130
Protozyga 130
Pseudocamarophoria 129
Pseudoconchidium 128, 198
Pseudodicaelosia 123
Pseudoglossinotoechia 129
Pseudoparazyga 134, 169
Pseudouncinulus 129
Ptychomaletoechia 129
Ptychopleurella 123, 140, 189, 191
Pugnacina 129
Pugnax 129
Punctatrypa 130, 131
Pustulatia 133, 239, 242, 250

Quadrifarius 132, 237
Quadrithyris 133, 169, 187, 196

Radiomena 125, 187
Reeftonella 134
Reeftonia 123, 238
Remnevitoechia 129
Rensselaeria 71, 169, 190, 241
Rensselaerina 70, 169
Rensselandia 134, 196
Resserella 123, 140, 189, 191, 197, 198
Retichonetes 128
Reticularia 133
Reticulariacea 227
Reticulariopsis 133, 169, 198
Reticulatrypa 131
Retzia 134
Retziacea 227, 228
Reuschella 123
Rhenish 56
Rhenorensselaeria 71, 164, 196, 237
Rhenorensselaeridae 71, 281
Rhenostrophia 125
Rhipidium 128
Rhipidomella 169
Rhipidomellidae 71, 262
Rhipidomellinae 262
Rhipidothyris 71, 172
Rhunchonellacea 227, 228
Rhynchopora 129
Rhynchospirina 134, 140, 188, 189
Rhynchotreta 129, 140, 197
Rhynchotretina 129
Rhynobolus 197
Rhyssochonetes 56
Ripidiophynchus 129
Ripidomella 123
Rugalotarostrum 129
Rugoleptaena 125

Sagueresia 129
Salairotoechia 129
Salopina 46, 123, 150, 157, 160, 169, 192, 196, 198
Sampo 125
Sapelnikovia 128
Saukrodictya 123
Savageina 191, 267
Scaphiocoelia 171, 192
Schaleria 125
Schizophoria 123, 140, 169, 188, 196, 198, 237
Schizoramma 123
Schnurella 129
Schuchertella 118, 126, 140, 169, 187, 189, 192, 195, 198
Scutellum 242
Scyphocrinus 192
Semiproductus 126
Sentosia 126
Septalaria 129
Septathyris 71, 131, 196
Sericoidea 126
Severella 128, 197
Shagamella 56
Shrockia 128
Sibirirhynchia 129
Sibiritoechia 129
Sicorhyncha 129
Sieberella 127, 140, 169
Sinoproductella 126
Sinotectirostrum 129
Skenidioides 73, 107, 109, 123, 140, 157, 166, 189, 191, 198
Skenidium 123, 188
Solidipontirostrum 129
Sowerbyella 125
Sphaerirhynchia 129, 140, 189, 197
Sphenodon 153
Sphenophragmus 123
Sphenopteris 61
Sphenospira 133
Sphenotreta 129
Spinatrypa 131, 140, 169, 198
Spinatrypina 131, 195, 198
Spinella 132, 169, 197
Spinocyrtia 132
Spinoplasia 133, 169, 186, 189, 241
Spinulicosta 126, 169
Spiriferacea 227, 228, 275, 283
Spirigerina 130, 140, 169, 191
Spirinella 132
Spondylopyxis 128
Spondylostrophia 128
Spurispirifer 133
Stegerhynchella 129
Stegerhynchus 129, 140, 191
Stegocornu 129
Steinhagella 126
Stelckia 126
Stenoglossariorhynchus 129
Stenopentamerus 128
Stenoscismatacea 228
Straelenia 129
Streptis 124, 234
Stricklandia 58, 59, 107, 127, 150, 156
Striispirifer 131, 140, 197
Stringocephalacea 228, 280
Stringocephalus 30, 56, 134, 172, 197, 245
Stringomimus 134
Siringothyris 133
Strixella 123
Strophalosiacea 228
Stropheodonta 125, 169, 187, 196
Strophochonetes 169, 232
Strophomenacea 227, 228
Strophonella 125, 140, 169, 186, 189, 191, 197, 237
Strophonellites 125
Strophonelloides 125
Strophopleura 133
Strophoproductus 126
Struveina 132, 276
Subcuspidella 132, 164
Subrensselandia 134, 196
Subriana 197
Sulcatina 129
Supertrilobus 128
Svobodaina 123
Synphoria 242
Synphoroides 242
Syntrophia 127
Syringospira 133

Tadschikia 129
Tainotoechia 129
Talaeoshaleria 187
Taleoleptaena 125
Tanerhynchia 129
Taonurus 199
Tastaria 125
Taxorhis 123
Tecnocyrtina 133
Teichertina 124
Teichostrophia 125
Telaeoshaleria 125
Tenellaspira 133
Tenellodermis 133
Tenticospirifer 133
Tenuisinurostrum 129
Terebratulina 158
Teretaspis 242
Tetratomia 129
Thaerodonta 125
Thamnopora 195
Thebesia 129
Teichostrophia 269
Theodosia 133
Thiemella 123
Thliborhynchia 129, 198
Thomasaria 132
Tomheganella 132
Toquimaella 130, 169
Torynifer 132
Trematospira 134, 169, 189, 197, 241, 242
Triathyris 131
Tridacna 66, 67
Trifidorostellum 129
Trigonia 172
Trigonirhynchia 129, 164, 169
Trimerella 197
Triplesia 124, 191
Triplesiacea 227
Tropidoleptus 123, 140, 196, 197, 231, 239-242
Truncalosia 126
Trypaufites 242
Tubulostrophia 125
Tufoleptina 125
Tuvaella 130, 160, 197, 232
Tylothyris 132

Uncilulus 129, 186, 198
Undispirifer 133
Uralotoechia 129
Ussovia 129

Vagranella 128
Vagrania 130, 198
Vallomyonia 123
Vandercammenina 132, 276
Variatrypa 131
Velostrophia 125
Virgiana 57, 105, 106, 128, 140, 198, 233
Virgianella 128, 198
Virginiata 129
Visbyella 123, 198

Warrenella 133
Wernеckeella 129, 198
Whidbornella 126
Whitfieldella 131, 197
Wilsoniella 129
Wyella 127

Xenomartina 133
Xystostrophia 126

Ygerodiscus 125
Yipsilorhynchus 129
Yunnanella 129

Zdmir 127, 190
Zlichorhynchus 129
Zophostrophia 125
Zostera 158
Zygospira 130
Zygospiraella 130

Оглавление

Предисловие редактора перевода 5
Предисловие 7

I. Факторы, контролирующие скорости эволюции и вымирания
Глава 1. Введение 13
Глава 2. Структура сообществ в силуре — девоне . . . 19
Глава 3. Скорости эволюции 55
Глава 4. Выводы, касающиеся эволюции и вымирания . 103

II. Палеоэкологические и биогеографические данные
Глава 5. Сообщества силура — девона и биогеографическая история 156
Глава 6. Характеристика обилия таксонов в сообществах ровного дна силура — девона 183
Глава 7. Биогеографическая основа 200

III. Заключение
Глава 8. Выводы 227
Приложение I 262
Приложение II 283
Примечания 285
Список литературы 297

Предметный указатель 309

Указатель фауны 313

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу: 129820, Москва, И-110, ГСП, 1-й Рижский пер., д. 2, издательство «Мир».

«НАУКИ О ЗЕМЛЕ»

Т. 75

А. Буко

ЭВОЛЮЦИЯ И ТЕМПЫ ВЫМИРАНИЯ

Научный редактор В. И. Чернышева
Мл. научн. редактор Т. С. Егорова
Художник А. М. Ясинский
Художественный редактор Б. Н. Юдкин
Технический редактор Л. П. Чуркина
Корректор В. И. Постнова

ИБ № 1032

Сдано в набор 22. 03. 79.
Подписано к печати 02. 10. 79.
Формат $70 \times 108^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 1.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.
Объем 10,38 бум. л. Усл.печ. л. 29,05. в.т.ч. 2 вкл.
Уч.-изд. л. 31,31. Изд. № 5/9704
Тираж 3000 экз. Зак. 0214 Цена 5 р. 20 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Ордена Трудового Красного Знамени
Московская типография № 7 «Искра революции»
Союзполиграфпрома Государственного Комитета СССР
по делам издательств, полиграфии и книжной торговли
Москва 103001, Трехпрудный пер., 9.

